

Handbuch der physiologischen botanik in verbindung mit A. de ...

Wilhelm Hofmeister

Digitized by Google

54

STANFORD UNIVERSITY LIBRARY

GIFT OF

William Austin Cannon

Harrington

V. M. Spalding

34562

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

ERSTER BAND.

Erste Abtheilung.

DIE LEHRE VON DER PFLANZENZELLE.

VON

WILH. HOFMEISTER.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1867.

Digitized by Google

M. W. Harrington
Nov. 1876

SPALDING LIBRARY
W. A. Cannon

DIE LEHRE

VON DER

PFLANZENZELLE.

VON

WILH. HOFMEISTER

O. PROF. DER BOTANIK DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

MIT 58 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1867.

Digitized by Google

58/1.1
H713
1. Bd., 1. Abth.

Das Recht einer Uebersetzung in die englische und französische Sprache
hat sich der Verleger vorbehalten.

Digitized by Google

VORWORT.

Das Buch, dessen erste Abtheilung hiermit der Oeffentlichkeit übergeben wird, verdankt seine Entstehung dem Umstande, dass im persönlichen wissenschaftlichen Verkehr zwischen Mitarbeitern an demselben mit besonderer Schärfe die Schwierigkeit der Orientirung auf dem weiten Gebiete der physiologischen Botanik hervortrat. Seit dem mehr als 30 Jahre zurückliegenden Erscheinen der Physiologie végétale De Candolle's ist nicht auch nur der Versuch erneuert worden, die Summe der festgestellten Thatsachen unter gemeinsame Gesichtspuncte zu ordnen. Die zahlreichen, während der letzten Jahrzehnte veröffentlichten Lehrbücher setzen sich nicht den Zweck, ein Repertorium der sicheren Erfahrungssätze zu bieten. Schon die Begränzung des Raumes nöthigte die Verfasser zur engen Auswahl, zur knappen Behandlung mindestens einzelner Abschnitte. In einer Menge von Rinnsalen, kaum übersichtlich, fliesst der Strom der Literatur unserer Wissenschaft. Der Einzelne beschränkt sich in der Regel auf die genaue Kenntnissnahme von den Leistungen innerhalb eines umgränzten Gebietstheils. Der Gedanke lag nahe, durch das Zusammenwirken Mehrerer dem lang empfundenen Mangel eines Handbuchs zum Nachschlagen abzuhelfen; durch ein Zusammenwirken, bei welchem jedem der Betheiligten die volle Selbstständigkeit der Darstellungsweise bleiben musste. Der bestimmte Plan dazu gestaltete sich zwischen dem Herausgeber und einigen ihm befreundeten Forschern im Jahre 1861.

Die zu dem Unternehmen sich Vereinigenden waren sich völlig klar über die Schwierigkeiten seiner Ausführung und über die unvermeidlichen Mängel des vollendeten Werks. Schon die Frage der Vertheilung des Stoffes war ein Stein des Anstosses. Die Wissenschaft lässt sich nicht in einzelne Arbeitsgebiete der Art theilen, dass die Gränzen der Bezirke überall einander sich berühren. Die Theilung des Stoffs unter mehrere Autoren bedingt eine gewisse Unvollständigkeit der Bearbeitung. Noch schwerer ins Gewicht fällt der unausweichliche Uebelstand, dass eine und dieselbe Erscheinung in verschiedenen Abschnitten des Buches nicht nur von verschiedenen Verfassern erörtert werden muss, sondern

Digitized by Google

dass auch dabei eine Differenz der Auffassungen hervortreten kann und wird. Die Hindernisse erwiesen sich während der Durchführung des Plans noch grösser, als bei der Feststellung desselben. Die Mehrzahl der ursprünglich Zusammentretenden hat trotz alledem auf der Verwirklichung desselben beharrt; überzeugt durch ihre vereinte sauere Arbeit der allgemeinen Benutzung ein wissenschaftliches Hülfsmittel darzubieten, das von einem Einzelnen nicht geliefert werden kann, und an dessen Brauchbarkeit im Grossen und Ganzen die Herausgeber nicht zweifeln.

Der zu behandelnde Stoff ist in folgender Weise unter die einzelnen Mitarbeiter vertheilt[1]:

Erster Band. Die Lehre von der Pflanzenzelle: W. Hofmeister.
Allgemeine Morphologie der Vegetationsorgane: derselbe.
Die Lehre von der Sprossfolge: Th. Irmisch.
Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen: A. de Bary.
Zweiter Band. Morphologie und Physiologie der Pilze und Flechten } A. de Bary.
„ „ „ „ Algen }
„ „ „ der Muscineen und Gefässkryptogamen: W. Hofmeister.
Dritter Band. Geschlechtliche Fortpflanzung der Phanerogamen: W. Hofmeister.
Vierter Band. Experimentalphysiologie der Pflanzen: J. Sachs.

In dem vorliegenden Abschnitte des Buches hat mir die Behandlung von Fragen obgelegen, die zum Theil gegenwärtig in vollem Flusse sind. Die Discussion vieler ist eben jetzt lebhaft im Gange. Dies der Grund, der mich veranlasste, allgemeinere Folgerungen öfters nur anzudeuten, nicht ausdrücklich zu ziehen. — Bei Anführung der Literatur bin ich bemüht gewesen, die ersten Urheber und Gewährsmänner der wichtigeren Folgerungen und Thatsachen zu nennen. Die Aufgabe, solche aus einer weit zurück liegenden Zeit ausfindig zu machen, gehört zu den schwierigsten; sie wird schier unlösbar bei Erfahrungssätzen, die seit lange völlig Gemeingut geworden sind. In solchen Fällen habe ich von weitläufigen literarhistorischen Studien abgesehen: liegt es doch überhaupt nicht im Plane unseres Buches, nebenher den Stoff zu einer Geschichte der Pflanzenphysiologie zu liefern. Die Aufgabe einer solchen Geschichte fordert eben eine völlig selbstständige Lösung. — Das Manuscript meiner Arbeit war im Herbste 1865 vollendet; später erschienene Arbeiten habe ich nur ausnahmsweise, während des durch die Ereignisse des letzten Sommers längere Zeit unterbrochen gewesenen Druckes, noch benutzen und erwähnen können.

Heidelberg, den 1. October 1866.

W. Hofmeister.

1) Jetzt, im Herbst 1866, nach dem Ausscheiden einiger, auch eines der im Programm vom Herbst v. J. genannten Mitarbeiter.

Digitized by Google

INHALTSVERZEICHNISS.

Erster Abschnitt.

Das Protoplasma.

Seite

§ 1. Vorkommen und Bestandtheile des Protoplasma 1

§ 2. Hautschicht des Protoplasma 3

§ 3. Permeabilität des Protoplasma für wässerige Flüssigkeiten 4

§ 4. Vacuolenbildung 5

§ 5. Wasserimbibition des Protoplasma 7

Gränzen derselben 8

§ 6. Veränderung des Imbibitionsvermögens durch äussere Einflüsse . 9

Gerinnung 9

Contraction durch Wasserentziehung 10

§ 7. Spontane periodische Aenderungen des Imbibitionsvermögens des Protoplasma 12

Contractile Vacuolen 12

Aenderungen der Dehnbarkeit der Hautschicht 13

§ 8. Bewegungen des Protoplasma 17

a. Plasmodien von Myxomyceten 17

Hautschicht derselben 21

Aenderungen des Umrisses 23

Wirkung von Reizen 25

b. Schwingende Wimpern — Schwärmsporen 28

Wirkung verschiedener Temperatur- und Beleuchtungsgrade 31

Spermatozoiden 32

c. In starren Zellhäuten eingeschlossenes Protoplasma 34

In veränderlichen Strombahnen und umsetzender Stromrichtung 34

In constanten Bahnen und gleicher Richtung 39

Ruhe und Beweglichkeit der peripherischen Schicht des Zelleninhalts 45

Wanderung des Protoplasma langgestreckter Zellen 46

§ 9. Allgemeine Bedingungen der Protoplasmabewegung 47

Temperaturgränzen 47

Beeinflussung der Stromgeschwindigkeit durch Erhöhung der Temperatur innerhalb nützlicher Gränzen 48

Lichteinfluss 49

Nothwendigkeit des Sauerstoffzutritts 49

Digitized by Google

Seite
§ 10. Vorübergehende Störungen der Protoplasmabewegungen durch äussere Einwirkungen 49
Druck und Stoss 50
Wasserentziehung durch Zusatz von Lösungen endosmotisch wirksamer Stoffe unter allmäliger Steigerung der Concentration 52
Bei plötzlicher Aenderung derselben 53
Rasche und bedeutende Aenderung der Temperatur 53
Elektrische Entladungen 58
§ 11. Mechanik der Protoplasmabewegungen 59
Gleichartigkeit aller Protoplasmabewegungen 60
Contractilität 61
Veränderlichkeit des Imbibitionsvermögens für Wasser 63
Bei Plasmodien und bei in veränderlichen Bahnen fliessendem Protoplasma . 65
Bei in constanten Bahnen fliessendem Protoplasma 66
Bei schwingenden Wimpern 67

Zweiter Abschnitt.

Zellbildung.

§ 12. Primordialzellen; Hinstreben derselben zur Kugelform 69
Contraction protoplasmatischen Zelleninhalts durch wasserentziehende Mittel 70
Erweiterung der Höhlungen quellender Zellhäute über das Volumen des protoplasmatischen Zelleninhalts hinaus 71
Abrundung des aus der Zellhaut ausgetriebenen protoplasmatischen Inhalts . 72
Verhalten der Hautschicht sich abrundender Protoplasmamassen 75
§ 13. Einleitung der Bildung neuer Primordialzellen; der Zellkern . . 77
Der Zellkern 78
Körnerplatten 81
§ 14. Zellbildung aus dem gesammten Protoplasma der Mutterzelle . . 86
Volumenverminderung des Protoplasma 87
Schwärmsporen 87
Eysporen 92
Zygosporen 97
Sporen von Laubmoosen 97
„ „ Jungermannieen 98
Zelltheilung von Naviculeen 99
§ 15. Fächerung des Zellraums mit später und plötzlicher Ausbildung der Scheidewände 100
Feste Adhäsion der primordialen Tochterzellen aneinander 101
Bei Oedogonieen 102
„ Volvocinen 105
„ Gefässpflanzen 106
§ 16. Zelltheilung mit gleichzeitiger Ausbildung der Scheidewände . 107
Pollen und Sporen 108
Vegetative Zellen 110
§ 17. Zellbildung im protoplasmatischen Zelleninhalte; freie Zellbildung 113
Keimbläschen und ihre Gegenfüssler 114
Endosperm 116
Eyweiss der Coniferen 118
Keimbläschen derselben 119
Keimbläschen der Gefässkryptogamen und Muscineen 120
Sporen der Flechten und Ascomyceten 121
Geschichtlicher Rückblick 124

Digitized by Google

Seite
§ 18. Verhältniss der Zellenbildung zum Wachsthum der Pflanzen und Pflanzenorgane . . . 125
Wanderung und Fractienirung lebenden Protoplasmas . . . 125
Stellung der Zerklüftungsflächen senkrecht zur Richtung vorausgegangenen intensivsten Wachsthums . . . 127
Vegetatienspunkte . . . 128
Wachsthum und Vermehrung der Einzelzellen sind dem Wachsthum des ganzen Vegetationspunkts untergeordnet . . . 129
Beispiele: an Charen . . . 130
„ an Farrnkrautstämme . . . 134
„ an Moosstängeln . . . 137
§ 19. Den verschiedenen Formen der Zellbildung gemeinsame Erscheinungen . . . 143
Ballung des durch Wasserverlust an Volumen abnehmenden Protoplasma . . 143
Periodischer Wechsel der Zunahme des Velumens und der Abnahme desselben unter Zerklüftung . . . 144

Dritter Abschnitt.

Die Zellhaut.

§ 20. Auftreten der festen Zellmembran . . . 147
Lage zur Hautschicht des Pretoplasma . . . 147
Halbflüssiger Zustand . . . 148
§ 21. Localisirung der Zellhautbildung . . . 152
Ungleiche Intensität derselben an verschiedenen Flächen von Primerdialzellen 153
Unterbleiben der Bildung neuer Membran an bestimmten solchen Flächen . . 155
§ 22. Wiederbelung der Membranbildung an der nämlichen Proteplasmamasse . . . 157
Specialmutterzellen ven Sporen und Pollenkörnern . . . 157
§ 23. Beschaffenheit der neu erhärteten Zellhaut . . . 159
Homogeneität; Zellstoffhaut und Cuticula . . . 159
§ 24. Wachsthum der Membran; Flächenwachsthum . . . 160
Intercalares und Spitzenwachsthum . . . 164
Spitzenwachsthum in geschlossenen Geweben . . . 162
§ 25. Wachsthum der Zellhaut in die Dicke; centripetales Dickenwachsthum . . . 166
Ungleiche Wandverdickung . . . 166
Tüpfel, Fasern . . . 167
Verschiedenartige Verdickungsformen differenter Wandstellen derselben Zelle 170
Aenderung der Richtung des Dickenwachsthums sich verdickender Wandstellen 174
Getüpfelte Spiralfaserzellen . . . 174
Verästelte Tüpfelkanäle . . . 173
Behöfte Tüpfel . . . 174
Oertlich erweiterte Tüpfelkanäle . . . 177
Eng umgränzte Wandverdickungen . . . 179
Cystolithen . . . 180
Centripetales Dickenwachsthum nicht an Protoplasma gränzender Zellwände 182
Verbreitung der Verdickungsformen . . . 182
§ 26. Centrifugales Dickenwachsthum der Zellmembran . . . 185
§ 27. Differenzirung des Wassergehalts der Zellhaut senkrecht zur Fläche derselben (Schichtung) . . . 188
Abhängigkeit der Sichtbarkeit der Schichtung von der Wasserimbibition . . 189
Zeit des Auftretens der Schichtung . . . 191
Verlauf und Anordnung der Schichten . . . 193

Digitized by Google

Seite

§ 28. Differenzirung des Wassergehalts der Zellmembran parallel der Fläche derselben (Streifung und Areolenbildung) 197
Bastzellen von Apocyneen 198
Zellen der Wurzelknollen von Phlomis tuberosa 201
Exine von Pollenkörnern, Exosporien 201
Streifensysteme 202
Differente Quellung von Parallelstreifen 204
Radiale Streifung optischer Durchschnitte senkrecht zur Fläche von Membranen 208
Verdeutlichung der Streifung durch Quetschung oder Quellung in Säuren und Alkalien 210
Feinere Structur der Membranen 212

§ 29. Imbibition von Flüssigkeiten durch die Zellhaut 213
a. Quellung und Schrumpfung bei Wasseraufnahme oder -Abgabe 213
Steigerung der Quellungsfähigkeit während der Entwickelung 214
Abnahme desselben 216
Ungleiche Quellung verschiedener Schichten 216
Ungleiche Quellung verschiedener Streifen 223
Schrumpfen der Zellhaut bei Wasserverlust 223
Imbibition anderer Flüssigkeiten als Wasser 225
Imbibition mit Wasser nicht mengbarer Flüssigkeiten 226
Imbibition von, und Quellung mit Säuren und Alkalien 227
b. Löslichkeit in Wasser und wässerigen Flüssigkeiten bei niederer Temperatur . 230
Resorption von Membranen, welche Tüpfel verschliessen 230
Verflüssigung von Membranstellen durch den Contact lebender Zellen . . . 231
Verflüssigung der Wände ganzer Gewebsmassen 233
c. Permeabilität der Zellmembranen 235

§ 30. Chemische Constitution pflanzlicher Zellhäute 239
Cellulose 239
Unverbrennliche Bestandtheile der Zellmembranen 241
Kieselsäure 243
Krystalle kohlensauren Kalks 245
Verholzte Zellwandungen 246
Cuticularisirte Zellhäute 248
Korkzellen 252
Mikrochemische Reactionen, insbesondere gegen Iod 252
" " cuticularisirter Membranen 256
Desorganisation der Zellhaut durch chemische Umsetzung 258

§ 31. Verbindung der Zellen zu Geweben 260
Lösung dieser Verbindung 265
Intercellularräume. Intercellularsubstanz 266

§ 32. Spannung der Zellmembranen 267
Unabhängigkeit von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts 268
Schwellgewebe und passiv gedehnte Gewebe 269

§ 33. Messung der Spannung lebender Zellmembranen 273
Durch Bestimmung des Saftdrucks 274
Durch Messung der zur Wiederausdehnung contrahirter, passiv gedehnt gewesener Gewebe auf das vorige Maass nöthiger Kraft 275
Durch Messung des Druckes, unter welchem noch Wasser imbibirt wird . . 276

§ 34. Allgemeine Bedingungen der Spannung pflanzlicher Zellhäute . 278
Anwesenheit hinreichenden Imbibitionswassers 278
Einwirkung bestimmter Temperaturgrade 279
Die Expansion mindernde äussere Einwirkungen 280

§ 35. Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch die Schwerkraft; geocentrische Krümmungen 281

Digitized by Google

Seite
Knight's Rotationsversuch 281
Mechanik der Abwärtskrümmung 282
" " Aufwärtskrümmung 284
§ 36. Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch Beleuchtung; Heliotropismus 288
Positiver Heliotropismus 289
Zum positiven Heliotropismus prädisponirte Organe 291
Negativer Heliotropismus 292
Zu demselben prädisponirte Organe 293
Nächste Ursachen dieser Prädisposition 296
Einfluss anderen, als des Sonnenlichts, und der einzelnen Theile des Sonnenspectrum 298
§ 36[b]. Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen ausschliesslich durch Temperaturschwankungen 299
§ 37. Vorübergehende Verminderung der Spannung von Zellmembranen in Folge äusserer Einwirkungen; Reizbarkeit 299
Formenänderungen saftreicher Organe nach Erschütterung 301
Sensitive Pflanzenorgane; erster Typus 303
(Mimosa, Berberis) 303
Ranken 306
Sensitive Organe, zweiter Typus 310
Fortleitung des Reizes 313
Vorübergehende Starrezustände 317
§ 38. Spontane periodische Aendorungen der Spannung von Zellmembranen 320
Nutation 321
" der Ranken 324
Schlaf und Wachen 326
Desmodium gyrans 331
Schwankungen der Saftspannung 334
§ 39. Verhalten der pflanzlichen Membranen zum polarisirten Lichte 338
Differenz der Durchschnitte von Cellulose- und cuticularisirten Membranen . 340
Polarisation von Strahlen, die auf dio Flächen von Membranen fallen 342
Verlust der Doppelthrechung bei Quellung 345
Doppelthrechung der Aschenskelete 345
Modification der Doppelthrechung durch verschiedenartige Imbibitionsflüssigkeiten 346
§ 40. Ueber die Molecularstructur pflanzlicher Zellmembranen . . . 348
Aus der Doppeltbrechung abzuleitende Folgerungen 348
Folgerungen aus den Imbibitionserscheinungen 353
Aenderungen der Imbibitionsfähigkeit 354
Wachsthum durch Intussusception 355

Vierter Abschnitt.

Geformte Inhaltskörper der Zelle.

§ 41. Chlorophyll und verwandte Bildungen 362
Formen des Chlorophylls 362
Entwickelung der Chlorophyllkörper 364
Lagerung derselben in der Zelle 367
Bau derselben 368
Wachsthum 370
Vermehrung durch Theilung 371

Digitized by Google

Seite
Einschlüsse 373
Chemische Constitution 374
Beimengung anderer Farbstoffe zu den grünen 375
Aenderung der Färbung 376
Farbkörperchen 378
§ 42. Amylum 379
Vorkommen 380
Auftreten und Wachsthum 380
Schichtung 382
Ausbildung der Schichtung 384
Halbzusammengesetzte Amylumkörner 385
Zusammengesetzte Amylumkörner 386
Chemische Constitution des Amylum 387
Verhalten des Amylum zum polarisirten Lichte 389
Imbibition von Flüssigkeiten 390
§ 43. *a.* Krystallinische Bildungen 392
Aleuron 394
b. Amorphe feste Inhaltskörper an Zellen 396
Verzeichniss der Pflanzennamen 398

Druckfehler.

S. 2. Zeile 3 von unten l. Plasmodien statt Protoplasmen.
S. 79. Absatz 1 von oben Zeile 14 statt Hibescus l. Hibiscus.
S. 108. Z. 8 von oben bulbosa statt bullosa.
S. 183. Z. 14 von unten zw. Barb und Orthotr. ein.

Erster Abschnitt.

Das Protoplasma.

§ 1.

Vorkommen und Bestandtheile des Protoplasma.

Alle Pflanzen, wie verschiedenartig auch im Uebrigen ihr Bau und ihre Formen sein mögen, stimmen unter sich in einem wesentlichen Zuge ihrer Organisation überein. Jede Pflanze besteht mindestens zu irgend einer Periode ihres Daseins aus einer oder aus mehreren Zellen: Hohlkörpern mit für Wasser und Gase durchdringbaren Wänden und theils festem, theils flüssigem Inhalte. Nur wenige Pflanzen zeigen während einer längeren Frist ihres Entwickelungsganges einen anderen Bau, als die Zusammensetzung aus Zellen. Die grosse Mehrzahl aller Gewächse besteht in jedem Zeitpunkte ihres Lebens aus Zellen und den wenig veränderten Umwandlungsproducten von Zellen. Jedes Individuum, jedes Organ ist in seiner frühen Jugend lediglich aus Zellen aufgebaut. Mit Recht bezeichnet man die Zellen als die Elementarorgane der Pflanzen.

Die Gemeinsamkeit der Entwickelung der Formen der Gewächse lässt sich noch weiter zurück verfolgen, als bis zu den wenigzelligen oder einzelligen Zuständen jedes Einzelwesens. Alle der Beobachtung zugängliche Neubildung im Pflanzenreiche beginnt mit der selbstständigen Gestaltung eines Theiles der Masse eines bereits bestehenden Organismus. Die Substanz, deren eigenartiges Verhalten die neue Entwickelung einleitet, ist allerwärts ein wesentlich gleichartiger Körper von zähe flüssiger Beschaffenheit, reichlich Wasser enthaltend, von leichter Verschiebbarkeit seiner Theile; quellungsfähig, in hervorragender Weise die Eigenschaften einer Colloidsubstanz besitzend[1]) — ein Gemenge verschiedener organischer Substanzen, unter denen eiweissartige Stoffe und solche der Dextrinreihe nie fehlen, von der Consistenz eines mehr oder minder dicklichen Schleimes, mit Wasser nur langsam und nicht in jedem beliebigen Verhältnisse mengbar: das Protoplasma[2]).

Das Protoplasma erscheint, auch bei stärkster Vergrösserung, gegen wässerige Flüssigkeiten, die dasselbe umgeben oder die in Hohlräume des Protoplasma

1) Graham, in Philos. Transact. 1860, p. 180.

2) Diesen Namen verlieh ihm H. v. Mohl (Bot. Ztg. 1846, p. 74), seiner augenscheinlichen Bedeutung für jede Neubildung halber.

Digitized by Google

eingeschlossen sind, mit scharfen Umrissen abgegrenzt. Es besteht aus einer durchsichtigen, farblosen oder blassgelblichen Grundsubstanz, und dieser eingebetteten, mehr oder minder zahlreichen und grossen, nicht selten äusserst kleinen Körpern anderen Lichtbrechungsvermögens.

Die gelbe Färbung, welche das Protoplasma mit Iod, die rosenrothe, welche es mit Zucker und Schwefelsäure annimmt; die ammoniakalischen Dämpfe, welche isolirtes Protoplasma oder protoplasmareiche Pflanzentheile beim Verbrennen entwickeln, zeigen stickstoffhaltige Körper als nie fehlende Bestandtheile des Protoplasma an. Das Protoplasma jugendlicher Neubildungen erhält bei Behandlung mit wässeriger Lösung von Kupfervitriol und darauf mit Kalilauge violette Färbung. Es zeigt somit einer seiner Bestandtheile die von Piotrowski und Czermak nachgewiesene charakteristische Reaction der eiweissartigen Körper. An dem, bisweilen ziemlich reichlich vorhandenen protoplasmatischen Inhalte langgestreckter Parenchym- und ähnlicher völlig ausgebildeter Zellen wird diese letztere Reaction vermisst. Das Protoplasma ist hier zwar stickstoff- aber nicht mehr eiweisshaltig.[1] Die sehr kleinen, der Grundsubstanz des Protoplasma eingestreuten Körperchen das Licht anders brechenden Stoffes sind in vielen Fällen nachweislich zum Theil fettes Oel. In den Zellen des jungen Endosperms von Lathraea squamaria, in den befruchteten Keimbläschen von Crocus vernus, in vegetativen Fäden oder in jungen Fructificationsorganen von Vaucheria, Saprolegnia fliessen sie, bei längerem Liegen des Präparates in einer Lösung von Chlorcalcium, zu grösseren Tropfen zusammen, die gegen alle anwendbaren Reagentien wie flüssiges Fett sich verhalten. In Präparaten auch aus zahlreichen anderen Protoplasma enthaltenden Pflanzentheilen treten Theile desselben bei längerer Aufbewahrung in Chlorcalciumlösung zu jenen ganz ähnlich aussehenden, nur kleineren Tropfen zusammen. Die Anwesenheit von Fett im Protoplasma scheint demnach eine weit verbreitete, vielleicht allgemeine Erscheinung zu sein.

Ein Gehalt des Protoplasma an Körpern der Amylumreihe muss aus den Lebenserscheinungen des Protoplasma erschlossen werden: namentlich aus dem Auftreten von Zellhautstoff an isolirten Protoplasmamassen. Der directe Nachweis war bis jetzt nicht möglich, da wir kein mikrochemisches Reagens auf Stoffe der Dextrinreihe besitzen, dessen Wirkung bei gleichzeitiger reichlicher Anwesenheit von eiweissartigen Stoffen nicht durch die intensivere Färbung dieser verdeckt würde. Für eine Reihe von Fällen lässt sich indess darthun, dass in die Zusammensetzung von Protoplasma ein Körper eingeht, der eine unmittelbare Umwandlung von Zellhautstoff ist. Die protoplasmatischen Fäden und Massen (die Plasmodien) der Myxomyceten werden bei langsamer Einwirkung trockener Luft zu Klumpen wachsartiger bis hornartiger Consistenz, die aus grossen Zellen bestehen. Die Wände dieser Zellen zeigen, wenigstens in gewissen Fällen, eine der charakteristischen Reactionen des pflanzlichen Zellhautstoffes: bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure färben sie sich blau. Wird solchen zellig gewordenen Dauerzuständen der Myxomyceten bei genügender Wärme Feuchtigkeit reichlich zugeführt, so verwandeln sie sich wieder in bewegliches Protoplasma, in dessen Masse die Substanz der starren Zellhäute wieder verfliesst.[2]

Die Hauptmasse des Protoplasma ist Wasser. Auch in den zähest schleimigen Protoplasmen, dem des Aethalium septicum z. B. kurz vor der Bildung des Fruchtkörpers ist der Wassergehalt etwa 70 pCt. (bestimmt durch Wägung einer Quantität des frischen Protoplasma und durch Wägung desselben nach Trocknung bei + 100° C. nach Aufhören von Gewichtsabnahme).

---

1) Sachs, Flora 1862, p. 293.

2) de Bary, Zeitschr. f. wiss. Zool. X, 1860, p. 133; die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 198. — Ich halte die für die Pflanzennatur der Myxomyceten sprechenden Gründe für die überwiegenden, und stehe nicht an, die Lebenserscheinungen der protoplasmatischen Zustände dieser Organismen als Beispiele für die Eigenschaften pflanzlichen Protoplasmas anzuführen.

Digitized by Google

Der Erfahrungsatz, dass neue Organismen nur aus Theilen bereits vorhandener lebender Organismen sich entwickeln können, gilt bis jetzt mit ausnahmsloser Schärfe. Nie und nirgends konnte bis heute die Entstehung neuer Organismen, lebensfähiger Zellen, durch das Zusammentreten formloser, nicht organisirter Substanzen mit Sicherheit nachgewiesen werden. Jede Untersuchung, welche Bürgschaften dafür gab, dass der Zutritt entwickelungsfähiger Keime von Pflanzen und Thieren zu den dem Versuche unterworfenen Stoffen vollständig abgeschnitten war, lieferte übereinstimmend das Ergebniss, dass die Erscheinung von Organismen unterblieb. In allen Fällen, wo im Innern geschlossener und lebender Zellen fremdartige Organismen beobachtet sind, wurde der Eintritt ihrer Keime in diese Wohnräume genügend dargethan; und es hat kaum noch auch nur ein geschichtliches Interesse, die Bestrebungen zum Nachweis einer Urzeugung anzuführen. Kaum zeigt sich zur Zeit noch eine Hoffnung zur Erfüllung eines der dringendsten Wünsche der Naturforschung: des Wunsches, der Neuerschaffung einer Pflanze oder eines Thieres als Zeuge beiwohnen zu können. Aber eine arge Uebereilung würde es sein, aus dem negativen Ergebniss der bisherigen genaueren Experimente die Unmöglichkeit jedes künftigen Gelingens folgern zu wollen. Nur das Eine darf aus den bisherigen Erfahrungen abgeleitet werden, dass die künftige Untersuchung völlig neue Wege einzuschlagen hat; der bisher betretene der Forschung nach dem Auftreten der von in Zersetzung begriffener organischer Substanz lebenden Pflanzen oder Thiere ist aussichtslos.

§ 2.

Hautschicht des Protoplasma.

Die allgemeine Eigenschaft tropfbar-flüssiger Körper einer die innere Masse weit übertreffenden Dichtigkeit ihrer Oberflächen[1]) tritt beim Protoplasma in anschaulichster, dem Auge direct wahrnehmbarer Weise hervor. Jede Protoplasmamasse ist an ihrer Aussenfläche umgrenzt von einer zwar dünnen, in manchen Fällen aber einen messbaren Durchmesser erreichenden Schicht, die von der inneren Masse durch den Mangel der dieser eingelagerten grösseren festen körnigen Bildungen, und dadurch bedingte höhere Durchsichtigkeit, durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und durch grössere Dichtigkeit und Festigkeit sich unterscheidet. Diese peripherische, hautähnliche Schicht des Protoplasma ist nach Innen nicht scharf abgegrenzt; sie geht in die körnige, minder dichte Masse des Innern allmälig über. Die grösseren, zu äusserst gelegenen Körnchen dieser ragen mit einem Theile ihres Körpers in die hyaline peripherische Schicht hinein. Eine Abtrennung der peripherischen Schicht von der innern Masse ist am lebenden Protoplasma nicht ausführbar. Beide Theile des Protoplasma differiren nicht so sehr in ihrem Verhalten gegen Einflüsse, welche nicht den Vegetationsprocess des Protoplasma für immer zerstören, als dass nicht die peripherische Schicht jeder Gestaltänderung der innern Masse in dichter Angeschmiegtheit folgte. Die dichtere Aussenschicht am Protoplasma soll als **Hautschicht**[2]) derselben bezeichnet werden.

Nur im wandernden Protoplasma tritt unter Umständen eine Trennung der Innenmasse von der Hautschicht ein, die dann in Form eines leeren Schlauches zurückbleibt. So bei Plasmodien von Myxomyceten an dünnen, lange ihre Gestalt bewahrenden Aesten derselben (vgl. § 8), in älteren Theilen der Fäden der Vaucheria sessilis, aus denen das Protoplasma, ein-

1) Hagen in Poggendorff's Ann. 143, 1846, p. 1. — 2) Eine von Pringsheim zunächst für die peripherische Schicht des protoplasmatischen Inhalts lebender Zellen vorgeschlagene Benennung: Unters. über Bau u. Bildg. der Pflanzenz. Berlin, 1854, p. 8.

Digitized by Google

schliesslich des eingebetteten Chlorophylls, nach den wachsenden Vorderenden fortrückt, mit Ausnahme der Hautschicht, die der Zellhaut anliegend oder von ihr etwas sich zurückziehend, in dem, übrigens nur Wasser haltenden Fadenstück zurückbleibt.

§ 3.

Permeabilität des Protoplasma für wässerige Flüssigkeiten.

In Uebereinstimmung mit den übrigen Colloidsubstanzen, sowohl derer von festem als von halbflüssigem Aggregatzustande, besitzt das Protoplasma die Fähigkeit, diosmotische Vorgänge zu vollziehen. Eine Schicht von Protoplasma lässt Wasser in ähnlicher Weise diffundiren, wie eine pflanzliche oder thierische feste Membran, oder wie eine Schicht aus Stärkekleister oder aus flüssigem thierischem Leim. [1]) Und ebenso wie bei diesen ist das Verhalten des Protoplasma gegen verschiedene Flüssigkeiten ein sehr verschiedenartiges. Wasser wird mit Leichtigkeit in die molekularen Zwischenräume des Protoplasma eingelassen. Dem Durchgang in Wasser gelöster Stoffe setzt es grossen Widerstand entgegen. Aus vielen wässerigen Lösungen nimmt das Protoplasma nur Wasser auf und lässt nur ihr Wasser durch. Sein Widerstand gegen die Aufnahme und den Durchgang in Wasser gelöster Stoffe ist in allen der Beobachtung zugänglichen Fällen noch grösser, als der der Zellhäute.

Diese Eigenschaft des Protoplasma zeigt sich vor Allem in dem Verhalten desselben gegen Lösungen von Farbstoffen in Wasser. Wo gefärbte Vacuolenflüssigkeit (§ 4) vorhanden ist, da ist das Protoplasma farblos: so z. B. in den Staubfädenhaaren von Tradescantia virginica, in den einzelnen rothsaftigen Zellen der Epidermis von Vallisneria spiralis, in den Zellen des Fruchtfleisches von Rubus fruticosus, Solanum nigrum u. s. w.

Der Wandbeleg aus Protoplasma hindert bei Einbringung von Schnitten aus Pflanzentheilen mit gefärbten Säften in Wasser den Austritt des Farbstoffes in das Wasser während längerer Zeit, in manchen Fällen über 24 Stunden Wird der protoplasmatische Inhalt solcher Zellen durch Zuckerlösung zusammengezogen (§ 5), so tritt durch den Wandbeleg aus Protoplasma nur farblose Flüssigkeit aus, und die Intensität der Färbung der Vacuolenflüssigkeit nimmt mit der Abnahme ihres Volumens zu. Bringt man eine farblose Zelle in gefärbte Zuckerlösung, so dringt bei Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhaltes gefärbte Flüssigkeit in den Raum zwischen der Innenfläche der Zellhaut und jenem, der farblos bleibt. [2]) Frische Schnitte aus zuckerhaltigen lebendigen Pflanzentheilen lassen nach Einbringen in Wasser zunächst keinen Zucker austreten. Durch Aufbrechen geöffnete frische Pfirsiche, Pflaumen oder Orangen geben nach halbstündigem Verweilen in ein wenig Wasser demselben noch keinen merklich süssen Geschmack. (Mit weicheren Früchten gelingt der Versuch nicht, da bei der Zerstückelung derselben beträchtliche Quetschungen der Gewebe unvermeidlich sind.) Erst nach Verlauf mehrerer Stunden wird das Wasser süss. Die mikroskopische Untersuchung zeigt dann den protoplasmatischen Inhalt der zuckerreichen Zellen, der zuvor eine zusammenhangende Auskleidung der Innenwände darstellte, geschrumpft und stellenweise zerrissen.

Die Widerstandsfähigkeit gegen in Wasser gelöste Stoffe besitzt das Protoplasma nur im unveränderten, lebendigen Zustande. Sie wird aufgehoben durch alle die Schädlichkeiten, welche den Vegetationsprocess überhaupt vernichten: durch längeres Verweilen unter abnormen Verhältnissen, wie in Zuckerlösung oder in Wasser, in zu hoher oder zu niederer Temperatur, durch Einwirkung von

1) Vgl. Graham in Philos. Transact. 1861, 1803, Ann. d. Chemie u. Physik. 1862, p. 134.
2) Nägeli in Nägeli u. Cramer: Pflanzenphysiol. Unters., 1, p. 5.

Digitized by Google

Giften, durch Zerreissung oder Quetschung. Das durch solche Schädlichkeiten veränderte Protoplasma nimmt, gleich allen nicht organisirten porösen Körpern, Farbstoffe aus ihren Lösungen gierig auf und lässt farbige Lösungen mit Leichtigkeit diffundiren.

Bei langerer Dauer (10—48 Stunden) des Liegens von Zellen mit farbigem Safte oder mit Zuckergehalt in Wasser tritt der Farbstoff oder der Zucker in die umgebende Flüssigkeit. Ebenso tritt farbige Flüssigkeit durch den Wandbeleg des mittelst Zuckerlösung contrahirten farbigen Zellinhalts nach längerer, vielstündiger Einwirkung. Wirkt mit der Zuckerlösung gleichzeitig Salzsäure ein, so erfolgt der Austritt von Farbstoff schon nach wenigen Minuten.[1]) Quetschungen, Verletzungen durch Nadelstiche, Erwärmung der Zellen bis nahe an die Siedehitze, Gefrieren und Wiederaufthauen derselben haben den gleichen Erfolg. In allen diesen Fallen erhält das Protoplasma einen intensiveren Farbenton als die von ihm durchgelassene Flussigkeit: eine allgemeine Eigenschaft poroser Körper.

§ 4.
Vacuolenbildung.

Das Protoplasma lebendiger Pflanzentheile besitzt einen hohen Grad von Imbibitionsfähigkeit für Wasser, dessen es unter entsprechender Volumenzunahme beträchtliche, je nach den specifischen Eigenthümlichkeiten verschiedene Mengen aufzunehmen vermag. Diese Imbibitionsfähigkeit ist indessen begrenzt. Ueberschreitet die Wasseraufnahme ein bestimmtes Maass, so wird wässerige Flüssigkeit, eine Lösung der löslichsten Gemengtheile des Protoplasma, im Innern der Protoplasmamasse in Tropfen ausgeschieden, welche als scharfbegrenzte sphäroidische Blasenräume, V a c u o l e n oder intracellulare Räume, innerhalb der zähen flüssigen Masse erscheinen. Bei dauerndem Zutritt von Wasser unter Verhältnissen, in denen eine Protoplasmamasse ihr Volumen ungehindert vergrössern kann, nimmt die Vacuole an Grösse stetig zu, indem sie, durch die sie umschliessende Protoplasmaschicht hindurch, Wasser endosmotisch an sich zieht. Die Umhüllung aus Protoplasma wird dabei gedehnt und immer dünner. Diese Abnahme der Mächtigkeit pflegt am stärksten in einem bestimmten Punkte zu sein, von dem aus die Protoplasmaschicht bis zu dem, der dünnsten Stelle gegenüberliegenden Maximum allmälig zunimmt. Der von der anschwellenden Vacuole auf die Protoplasmahülle sichtlich geübte Druck macht endlich an der dünnsten Stelle derselben die Continuität der Substanz aufhören. Das Protoplasma weicht hier auseinander, und die wässerige Inhaltsflüssigkeit der Vacuole mengt sich mit dem umgebenden Wasser.

Auch in den protoplasmatischen Inhalt von Hohlräumen mit für Wasser durchdringbaren Wänden, von Zellen mit festen, relativ starren Häuten tritt die Vacuolenbildung regelmässig dann ein, wenn der Innenraum der Zellen durch Wachsthum oder Dehnung der Wandungen bis zu dem Grade vergrössert wird, dass das Protoplasma des Inhalts bei homogener Continuität ihn nicht mehr zu füllen vermag; dass die von der Erweiterung des Zellraums gestattete Volumenzunahme des Protoplasma durch Wasseraufnahme jene Stufe des Wassergehalts überschreitet, auf welcher die Ausscheidung wässeriger Flüssigkeit im Innern

1) Nägeli, a. a. O., p. 6, 5.

Digitized by Google

des Protoplasma aufhebt. Durch die nunmehr eintretende Bildung einer Vacuole, die bestrebt ist, an Umfang zuzunehmen, wird das Protoplasma gegen die Innenfläche der Zellhaut gedrückt. Fortan stellt es als Wandbeleg der Zelle sich dar; als eine die Innenseite der Zellmembran überziehende, zusammenhängende Schicht.

In langgestreckten, von Protoplasma erfüllten Zellen, oder in besonders umfangreichen Protoplasmamassen treten bei Beginn der Vacuolenbildung gewöhnlich mehrere, zunächst kugelige Vacuolen gleichzeitig auf, die bei fortschreitender Volumenzunahme dünne Platten von Protoplasma zwischen sich lassen, oder unter Umständen auch später zu einer einzigen grossen Vacuole zusammentreten.

Die Entstehung und Ausbildung von Vacuolen ist direct zu beobachten an allen (von der grösseren Dichtigkeit der peripherischen Schicht abgesehen) homogenen Protoplasmamassen, welche in Wasser gelangen: beispielsweise an den aus absichtlich verwundeten Zellen von Vaucheria, Chara oder Nitella, oder aus befruchteten Embryosacken von Leguminosen herausgedrückten; am protoplasmatischen, scharf begrenzten Inhalte der Sporenmutterzellen von Phascum, Pottia und Encalypta; an Samenfäden von Characeen, von Pellia, Farrnkräutern und Equiseten, die nach längerer Dauer der Bewegung in Wasser zur Ruhe gekommen, oder durch Zusatz von Ammoniaklösung bewegungslos gemacht worden sind; an jüngeren Chlorophyllkörpern (diese sind eine directe Umbildung eines Theiles des Protoplasma, vgl. Abschn. III). Die Zunahme des Umfangs bereits vorhandener Vacuolen infolge fortgesetzter Wasseraufnahme, und die endlich dadurch herbeigeführte Sprengung der Hautschicht des Protoplasma tritt hervor bei allen in reines Wasser gebrachten Primordialzellen, mit Ausnahme solcher, die bestimmt oder doch befähigt sind, in Wasser zu leben. Bei solchen, namentlich den Schwärmsporen von Algen und Pilzen, bedarf es der vorgängigen Zerstörung der eigenartigen Organisation der Hautschicht durch beginnende Eintrocknung oder durch leichte Quetschung, oder plötzlich bis etwa 50° C. gesteigerte Wärme, oder durch Entziehung des Zutritts von Sauerstoff, um das Phänomen einzuleiten.

Die der Beobachtung zugänglichen Thatsachen gestatten, die Vacuolenbildung sich so vorzustellen, dass bei fortgesetzter ungehinderter Aufnahme von Wasser die Differenzen der Dichtigkeit der innersten Masse und der zunächst ihr angrenzenden peripherischen Schicht das Protoplasma so weit sich steigert, dass eine Trennung des Zusammenhanges, eine Sonderung der löslicheren, mit Wasser am raschesten aufquellenden Bestandtheile des Protoplasma von den minder quellungsfähigen, grossere Dichtigkeit langer bewahrenden eintritt. Jene ersteren, als unter gleichen Umständen die wasserhaltigsten und mindest dichten, mussten von vornherein in der dichteren pheripherischen Schicht der Protoplasmamasse minder reichlich vertreten sein. Wenn ihre Verbindung mit vielem Wasser aus der innigen Mengung mit der übrigen Substanz des Protoplasma austritt, so wird die Ausscheidung der wässerigen Flüssigkeit am Orte ihrer Einlagerung, also im Innern der Protoplasmamasse stattfinden müssen. Nach erfolgter Sonderung wirkt der wässerige Inhalt der Vacuole auf das ihn begrenzende Protoplasma ähnlich, wie die Aussenflüssigkeit auf die Oberfläche eines freien Protoplasmaballens. Es bildet sich auch an der Innenfläche des die Vacuole einschliessenden Protoplasmas eine hautähnliche, dichtere Schicht. Da das Protoplasma für Wasser permeabel ist, so vermag die Inhaltsflüssigkeit der Vacuolen, durch die sie umhüllende Lage von Protoplasma hindurch, Wasser endosmotisch an sich zu ziehen; dadurch ihr Volumen zu vergrössern und die Hüllschicht aus Protoplasma auszudehnen; endlich bis zu einem Grade, welchem der Zusammenhang dieser letzteren nicht mehr widersteht. In geschlossenen Zellen mit fester Zellhaut ist der maasslosen Ausdehnung der Vacuolen ein Ziel gesetzt. Die Vacuole vermag nur die peripherische Schicht von Protoplasma dicht an die Zellhaut zu drängen, aber unter gewöhnlichen Umständen weder diese zu sprengen, noch einen Theil des Protoplasma durch die Wand hindurch zu drücken. Ihr Ausdehnungsstreben setzt sich in Spannung um. Auch den die

Vacuolen einschliessenden Schichten aus dichterem Protoplasma wohnt zweifellos ein selbstständiges Ausdehnungsstreben inne, eine ihm eigen gehörige, von dem Drucke der eingeschlossenen Vacuolen unabhängige, auf Wasseraufnahme beruhende Volumenvermehrung. Aber die an freischwimmenden Protoplasmamassen leicht zu beobachtenden Erscheinungen beweisen, dass dieses Streben von dem gleichen der Vacuolen weit überwogen und bald überholt wird.

Das gleichzeitige Auftreten mehrer sphärischer Vacuolen in langgestreckten oder sehr grossen Protoplasmamassen darf als ein Ausdruck der allgemeinen Eigenschaft der Flüssigkeiten angesehen werden, ihre Tropfen genau kugelig zu gestalten in allen Fällen, in denen sie dem Einfluss fremder Kräfte nicht unterworfen sind.

§ 5.

Wasserimbibition des Protoplasma.

Eine Protoplasmamasse, welcher künstlich Wasser zugeführt, oder welcher (durch Behandlung mit wässerigen Lösungen leichtlöslicher Substanzen in angemessener Concentration) Wasser entzogen wird, vergrössert oder verkleinert ihr Volumen; in beiden Fällen ihre Gestalt der Kugelform annähernd, dafern die Freiheit von der Berührung mit festen Körpern ihr dies gestattet. Die Volumendifferenzen sind mässig bei homogenem, keine Vacuolen einschliessenden Protoplasma; sehr beträchtlich bei solchem, welches Vacuolen einschliesst. Vergrösserung und Verkleinerung der Protoplasmamasse beruhen in letzterem Falle weit vorwiegend auf Zu- und Abnahme des Umfangs der Vacuolen.

Die Volumenverminderung, welche jede in Protoplasma eingeschlossene Vacuole bei Wasserentziehung erfährt, bedingt eine Verminderung des Druckes, welche die Vacuolenflüssigkeit auf das umgebende Protoplasma übt. Es folgt daraus, in Verbindung mit der gleichzeitigen, aber geringeren Wasserabgabe des Protoplasma selbst, eine Verkleinerung des Volumens desselben; bei in Zellen eingeschlossenem Protoplasma der Rückzug des protoplasmatischen Wandbelegs von der Zellhaut, die Zusammenziehung des gesammten protoplasmatischen Inhalts. Die Form der contrahirten Inhaltsmassen, bei verschiedenartiger Dehnbarkeit einzelner Stellen des peripherischen Wandbelegs zu Anfang der Zusammenziehung zunächst durch dieses Verhältniss bestimmt (§ 17), wird bei längerer Dauer der Wasserentziehung regelmässig zu der eines Rotationssphäroids. Durch Wiederzufuhr reinen Wassers kann die Zusammenziehung wieder ausgeglichen, die ursprüngliche Form und Lagerung des protoplasmatischen Inhalts der Zelle wieder hergestellt werden, vorausgesetzt, dass die Wasserentziehung in einer Weise geschehe, welche nicht unverzüglich verändernd und störend auf den Vegetationsprocess einwirke.

Den extremsten mir vorgekommenen Fall der Volumenänderung nicht vacuolenhaltiger Protoplasmamassen bei Wasseraufnahme oder Abgabe zeigte mir der Zelleninhalt von Pollenmutterzellen von Passiflora coerulea, alata und andern Arten der Gattung. In etwas abgewelkten Antheren findet man häufig den protoplasmatischen Inhalt der ellipsoidischen Zellhöhlung zu einer Kugel contrahirt, deren Durchmesser kleiner ist, als die kleine Achse des Ellipsoids. Die Maasse der grossen, der kleinen Achse, des Zellraums und des Durchmessers der protoplasmatischen Inhaltskugel verhielten sich beispielsweise = 9 : 6 : 5. Bei Wasserzusatz dehnte sich die Kugel aus, die Zellhöhle völlig wieder ausfüllend. Sie vermehrte also ihren cubischen

Digitized by Google

Inhalt um das 2,592fache. Die kugeligen Pollenmutterzellen von Pinus Larix, im Februar in Wasser gebracht, lassen die Zellhaut stärker aufquellen, als den protoplasmatischen Zelleninhalt, der dann als Kugel frei im grösser gewordenen Zellraume schwebt. Bei Behandlung solcher Zellen mit gesättigter Lösung von kohlensaurem Ammoniak sinkt der Durchmesser der Kugeln aus Protoplasma bis auf annähernd $\frac{5}{7}$. Weit beträchtlicher ist die Volumenänderung vacuolenhaltiger Protoplasmamassen. Der Inhalt einer cylindrischen Zelle eines Oedogonium oder einer Spirogyra z. B., deren Längsdurchmesser das Dreifache des Querdurchmessers beträgt, kann durch Behandlung mit Lösung von Zucker oder kohlensaurem Ammoniak zu einer Kugel contrahirt werden, deren Diameter noch etwas hinter dem Querdurchmesser der Zelle zurücksteht. Die Oberfläche verkleinert sich auf fast $\frac{1}{4}$, das Volumen auf beinahe $\frac{1}{8}$.

Werden lebenskräftige Zellen, die innerhalb eines protoplasmatischen Wandbelegs eine grössere Vacuole enthalten, mit Lösungen angemessener Concentration solcher Stoffe behandelt, die keinen unmittelbar schädlichen Einfluss auf die Formgestaltung des Protoplasma üben, wie z. B. Rohr- oder Traubenzucker, kohlensaures Ammoniak, salpetersaures Kali, so erfolgt ganz allgemein die Contraction des Zelleninhalts zu einem sphäroidischen, frei im Zellraume lagernden Körper, der bei Aussüssen des Präparats mit Wasser sich wieder zum früheren Umfange ausdehnt und der Zellhaut auf allen Punkten dicht anliegt. Bisweilen genügt eine sehr mässige Steigerung der Concentration der wässerigen Lösungen, mit welchen die Zellen unter normalen Verhältnissen in Berührung stehn. So erscheint, wie schon oben erwähnt, der protoplasmatische Inhalt frisch der Anthere entnommener Pollenmutterzellen von Passiflora coerulea, alata u. a. Arten der Gattung häufig innerhalb der ellipsoidischen Zellhöhlung zu einer weit kleineren Kugel zusammengezogen, wenn die Pflanzen etwas trocken gestanden hatten, oder abgeschnittene Blüthenknospen eine kurze Zeit lang abgewelkt waren. 1) Die gleiche Erscheinung wurde an den in Theilung begriffenen Pollenmutterzellen von Hemerocallis flava und von Iris pumila beobachtet. 2) Lässt man in kräftiger Vegetation begriffene Zellen von Spirogyra, Oedogonium, Closterium auf dem Objectträger unbedeckt in einem Tröpfchen Brunnenwassers liegen, so zieht sich, wenn durch Verdunstung des Wassers die Concentration der Lösung der in demselben enthaltenen Salze steigt, der protoplasmatische Inhalt der Zellen zu einem (bei Spirogyra [bisweilen, doch öfters nicht] stark, bei Closterium seicht im Aequator der Zelle eingeschnürten) Sphäroid zusammen. 3) In Blättern von Jungermannien, 4) in Staubfadenhaaren von Tradescantia virginica erfolgt die bei Wasserzutritt sich ausgleichende Zusammenziehung des Inhalts einzelner Zellen bisweilen durch mässige Austrocknung. Nach längerer mehrstündiger Einwirkung der wasserentziehenden Flüssigkeit, sowie bei sehr hoher Concentration derselben verliert der contrahirte protoplasmatische Inhalt die Fähigkeit zur Wiederausdehnung in Wasser. Die dauernde, nicht ausgleichbare Zusammenziehung tritt gleichfalls ein, wenn die wasserentziehende Lösung gerinnungerregend oder lösend auf die eiweissartigen Substanzen des Protoplasma einwirkt, wie Alkohol, Salzsäure u. s. w.

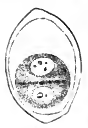

Fig. 1.

Fig. 1. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Bildung zweier secundärer Zellenkerne und einer Körnerplatte zwischen ihnen (§ 13), aus einer Anthere einer etwas abgewelkten Knospe genommen und in der Inhaltsflüssigkeit des Antherenfaches untersucht. Die Concentration dieser Flüssigkeit ist durch die Verdunstung gesteigert, der protoplasmatische Inhalt dadurch contrahirt, er liegt, kugelförmig, frei im Innenraume der Zelle in wässeriger Flüssigkeit. Auf Zusatz reinen Wassers dehnt er sich unter den Augen des Beobachters zum vollen Umfange der Zelle wieder aus.

1) Hofmeister, in Bot. Ztg. 1848, p. 650. — 2) Abhandl. sächs. G. d. Wiss. math. phys. Cl. V. p. 637. — 3) Cohn in N. A. A. C. L. v. 24. 1, 229; p. 177. — Mohl, in Bot. Ztg. 1844, p. 292.

Digitized by Google

§ 6.

Veränderung des Imbibitionsvermögens durch äussere Einflüsse.

Das Protoplasma theilt mit den übrigen Colloidsubstanzen die Eigenschaft der Aenderung seines Gehaltes an imbibirtem Wasser und seiner Imbibitionsfähigkeit auf relativ geringfügige, wenig kräftige äussere Einwirkungen.[1] Das Protoplasma g e r i n n t leicht. Insbesondere ist es der Einfluss der gesteigerten Zufuhr reinen Wassers auf Protoplasma nicht in Wasser lebender Zellen, in dessen Folge eine Gerinnung, eine Ausstossung des im Protoplasma enthaltenen Wassers und die Umgestaltung des Protoplasma zu einem Körper geringeren Volumens und grösserer Dichtigkeit eintritt. Durch Zusatz von Lösungen einiger Salze angemessener Concentration kann die Gerinnung auf längere Zeit verhindert, in einigen Fällen selbst die bereits eingetretene aufgehoben und ein dem früheren ähnlicher Aggregatzustand des Protoplasma wieder hergestellt werden.

Derartige Gerinnungserscheinungen des Protoplasma lassen sich am leichtesten an jüngeren Zellenkernen (vergl. § 13) beobachten, welche hullenlose, kugelige Massen sehr eiweissreichen Protoplasmas sind. »Die Zellkerne junger Gewebe, welche, ehe die störende Ein»wirkung der Endosmose begann, als Bläschen mit sehr verdünntem, homogenem, farblosem »Inhalte sich zeigten, ziehen sich zusammen, werden durch Gerinnung ihres Schleimes dichter »und färben sich gelblich.«[2] Am anschaulichsten treten die Erscheinungen der Gerinnung an den Keimen vieler Sporen- und Pollenmutterzellen hervor, deren den Kern umgebender Zellinhalt so zähe flüssig ist, dass er während der Gerinnung des Kerns seine Lage behält, so dass nach der Gerinnung der coagulirte Klumpen der Substanz des Kerns in einem mit wässeriger Flüssigkeit erfüllten Hohlraume liegt, wie z. B. in den Sporenmutterzellen von Equisetum, in den Pollenmutterzellen von Tradescantia, Pinus,[3] in den zur Sporenbildung sich vorbereitenden Sporenmutterzellen von Psilotum triquetrum. Zusatz von diluirter Lösung von salpetersaurem Kali, kohlensaurem Ammoniak hindern das Eintreten der Gerinnung. Die Behandlung mit kohlensaurem Natron oder mit sehr verdünnter Kalilauge macht die geronnene Substanz der Zellkerne (von Pinus Larix, sylvestris) wieder aufschwellen, so dass die Zelle so ziemlich ihr ursprüngliches Aussehen wieder erhält. Bei längerem Verweilen protoplasmatischer Gewebe von Landpflanzen in Wasser erfolgt die Gerinnung des protoplasmatischen Wandbelegs derselben; das Zusammensinken des Protoplasma auf einen kleineren Raum, das Faltigwerden der Aussen-

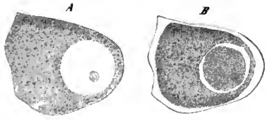


Fig. 2.

Fig. 2. Pollenmutterzelle von Pinus Abies L., Mitte März vor der Blüthe aus dem Antherenfache genommen. *A* frisch; *B* nach 2 Minute langem Liegen in Wasser. Die Substanz des Kerns ist geronnen; die Membran, tangential aufquellend, hat sich vom Inhalt abgehoben.

1) »Eine der charakteristischen Eigenschaften der Colloidsubstanzen ist ihre Veränder»lichkeit.... Eine Aeusserung dieser Eigenschaft ist die, wie es scheint, allen flüssigen Col»loidsubstanzen zukommende p e c t ö s e Modification, wie sie, ausser bei den organischen der»artigen Stoffen, z. B. auch bei der wässerigen Lösung des Kieselsäurehydrats beobachtet »wird.« (Graham a. a. O.) — 2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, 1844, p. 61. — 3) Hofmeister, in Bot. Ztg. 1848, p. 425 ff., vgl. Unters., 1851, p. 98.

Digitized by Google

fläche (die eben durch die Faltenbildung zu erkennen giebt, dass sie aus dem halbflüssigen in einen festeren Zustand überging); begleitet von einer Zunahme des Lichtbrechungsvermögens. Es genügt, grosszellige in lebhafter Vegetation begriffene Pflanzentheile etwa 24 Stunden unter Wasser zu halten, um diese Erscheinungen in allen Zellen beobachten zu können. — Ebenso verhalten sich die Zellen untergetauchter lebender Wasserpflanzen bei längerem Verweilen in luftleerem oder luftarmem Wasser. Bei den grosszelligen Spirogyren treten jene Veränderungen des protoplasmatischen Wandbelegs schon dann ein, wenn sie etwa fünf Stunden lang, vor Druck geschützt, unter dem Deckglase liegen.

Alle Schädlichkeiten, welche die Vegetation überhaupt stören, äussern auf den protoplasmatischen Wandbeleg lebendiger Zellen eine Einwirkung nach der nämlichen Richtung hin. Der protoplasmatische Inhalt der Haarzellen von Cucurbitaceen, der Fadenzellen von Spirogyra, Oedogonium, der Gliederzellen junger, aus einer Zellreihe bestehender Proembryonen von Gagea lutea, Funkia coerulea, Stellaria media u. v. A. sinkt rasch innerhalb der Zellhöhle zu einem faltigen Schlauch zusammen, wenn dem Objecte Wasser zugesetzt wird, das eine Spur von freiem Iod in Lösung enthält. Ebenso wirkt Erwärmung auf etwa 50° C., mechanischer Druck u. s. w.

Die peripherische Schicht des Protoplasma, die in der ersten Zeit der Contraction desselben durch mässig concentrirte Lösungen indifferenter Stoffe homogen und glasartig durchsichtig ist, erhält bei allzulange dauernder Einwirkung oder zu hoher Concentration derselben, sowie bei Behandlung mit Iodwasser, Säuren und mit Alkohol körnige Beschaffenheit. Die Zellen grosser Spirogyren, wie Sp. nitida und Heerii, lassen nach längerem Liegen in Zuckerlösung der hyalinen Hauptmasse der Hautschicht eingelagerte, sehr kleine punctförmige Massen bedeutend stärkeren Lichtbrechungsvermögens deutlich einzeln erkennen, die in ungefähr gleichen und den eigenen Durchmesser etwas übertreffenden Entfernungen durch die ganze Hautschicht vertheilt sind. Nach künstlicher Contraction durch Zuckerlösung oder Lösung von kohlensaurem Ammoniak solchen Zelleninhaltes, dessen Protoplasma zum Wandbeleg angeordnet, eine grosse centrale Vacuole, einen Intracellularraum umschliesst, nimmt bei längerer Einwirkung der Lösung die Flüssigkeit der Vacuole durch Endosmose an Masse zu und treibt stellenweise die sie umhüllende Schicht von Protoplasma zu hernienähnlichen, von einem Theile der Intracellularflüssigkeit erfüllten Ausstülpungen auf, die endlich von der Hauptmasse des contrahirten Inhalts sich abschnüren, und dann frei in den Raum zwischen der Innenwand, der Zelle und der von dieser zurückgezogenen Hautschicht des Inhalts liegen (vgl. § 12). Es ist einleuchtend, dass die Dehnbarkeit der die Vacuole umschliessenden Protoplasmaschicht durch das längere Verweilen in Zuckerlösung gesteigert wird. Die Vacuolenflüssigkeit vermag jetzt den Widerstand zu überwinden, den in der ersten Zeit der Contraction die Protoplasmaschicht ihr mit Erfolg entgegensetzte.

Verletzung oder Quetschung lebender Zellen bewirkt ebenfalls eine Zusammenziehung des Inhalts. Es genügt, eine jüngere Zelle von Nitella mit der Spitze einer stumpfen Nadel leicht zu drücken, so leicht, dass die Zellhaut keine Knickung und keinen bleibenden Eindruck erhält, um den sofortigen und raschen Rückzug des protoplasmatischen Wandbelegs von der Zellhaut zu veranlassen. Knickung der Gliederzellen von Fäden von grösseren Spirogyren und Oedogonien hat die nämliche Wirkung. Werden Zellen von Spirogyra gequetscht, so contrahirt sich der Inhalt und zieht sich von der Wand zurück, aber nur langsam.[1])

In absterbenden oder abgestorbenen Zellen findet man den protoplasmatischen Inhalt stets auf einen hinter dem Volumen der Zelle weit zurückbleibenden Raum zusammengezogen. So ganz allgemein bei Algenzellen, die während der Cultur im Zimmer infolge von Lichtmangel, Fäulniss des Wassers und ähnlichen Schädlichkeiten absterben. Ferner in gefroren gewesenen Fäden der verschiedensten Fadenalgen nach raschem Wiederaufthauen, in den Zellen des Fruchtfleisches von Phytolacca decandra, des gestreckten inneren Parenchyms der Blätter von Tradescantia virginica, des Rindenparenchyms junger Wurzeln der Calla aethiopica unter

1) Nageli in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 13.

Digitized by Google

gleichen Verhältnissen. Auch in gekochten saftreichen Pflanzentheilen ist der protoplasmatische Inhalt meist contrahirt. Diese Contraction tritt zwar in Fäden der Spirogyra nitida bei rascher Erwärmung zur Siedehitze nicht ein. Nach dem Kochen derselben auf dem Objectträger liegt der Inhalt der Zellen den Innenwänden prall an. Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen bewirkt dann aber keine Zusammenziehung desselben mehr. Aus zerschnittenen Zellen fliesst er nicht aus. Es ist eine vollständige Gerinnung eingetreten, aber keine Verminderung der Flächenausdehnung. Ebensolche Spirogyra-Fäden zeigen nach längerer Erwärmung auf 60° C. eine Contraction des Inhalts sämmtlicher Zellen. — Der durch Verletzung oder Quetschung, durch Erfrieren oder durch Hitze contrahirte Zelleninhalt kann ebensowenig als der durch Säuren, Alkohol, durch concentrirte oder durch langes Verweilen in minder concentrirter Zuckerlösung zusammengezogene, durch irgend ein bekanntes Mittel wieder zur Expansion gebracht werden.

Die Contraction des Protoplasma, als eines flüssigen (wenn auch zähe flüssigen), also in verschwindend geringem Grade compressiblen Körpers kann nur durch Substanzverlust geschehen. Die verlorengehende Substanz kann keine andere sein, als ein Theil des Imbibitionswassers des Protoplasma. Denn es zeigt sich bei der mikroskopischen Beobachtung des in der Zusammenziehung begriffenen Inhalts in wässriger Flüssigkeit liegender Zellen, dass aus der Aussenfläche des sein Volumen verringernden Protoplasmas kein Stoff austritt, der von der Flüssigkeit ausserhalb verschieden wäre, und es genügt nach Contraction durch langsame Wasserentziehung, reichlicher Wasserzusatz zur Herstellung des früheren Volumens des Protoplasma. Auch bei der Zusammenziehung durch Druck gelten dieselben Erwägungen. Auch erfolgt sie, während ihres Verlaufes unter dem Mikroskop beobachtet, ohne dass ein vom umgebenden Wasser verschiedener Stoff ausgeschieden würde. Und sie gleicht sich bei längerem Verweilen der geknickten Zelle von Nitella in Wasser wieder aus, dafern der mechanische Eingriff nicht allzurauh war.

Diejenigen äusseren Einflüsse, welche die dauernde, in keiner Weise wieder aufzuhebende Contraction des Protoplasma verursachen, üben eine schädliche Wirkung auch auf den Lebensprocess der Pflanze überhaupt. Insbesondere ändern sie, zwar nur selten auffallend, die Form und das Volumen, wohl aber stets die molekulare Constitution der Zellhaut. Die Behandlung von Zellen mit gesättigter Zuckerlösung, mit verdünntem Alkohol; längere Zeit andauerndes Liegen in verdünnter Zuckerlösung, fortgesetztes Kochen, Erfrieren vernichten mehr oder minder rasch den Turgor der Zellhaut. Der Verlust dieses Turgors ist verbunden mit einer Aenderung der Capacität der Zellhaut für Wasser. Die von jenen Schädlichkeiten getroffene Zellhaut vermag nicht mehr in ihrer Substanz die Menge Wasser fest zu halten, welche sie vorher enthielt (vgl. § 36). Dieselbe Aenderung der Fähigkeit zur Wasseraufnahme tritt bei der Gerinnung überhaupt, z. B. der des Eiweisses ein; einem Vorgange, der ebenfalls durch die meisten der Mittel hervorgerufen wird, welche die bleibende Contraction des Protoplasma bewirken.[1]) Aus allem diesem folgt der Schluss, dass die Contractionen des Protoplasma, während deren ihm kein Wasser endosmotisch entzogen wird, durch

1) Bekanntlich findet sich in frisch gesottenen Eiern eine nicht unbeträchtliche Menge Wassers in der Höhlung eines der Enden. Dieses Wasser wird auch dann aus dem flüssigen Eiweisse bei dem Gerinnen ausgeschieden, wenn dieses durch trockene Hitze (im Luftbade) zu Wege gebracht wird.

Digitized by Google

eine Verminderung der Fähigkeit des Protoplasma zur Wasseraufnahme, durch eine Verringerung seiner Capacität für Wasser vor sich gehen. Das Protoplasma vermag, nachdem jene Einflüsse auf dasselbe wirkten, nicht die ganze Masse des bis dahin aufgenommenen Imbibitionswassers in sich zurückzuhalten. Es stösst einen Theil desselben aus: und infolge dieses Substanzverlustes verringert es sein Volumen.

§ 7.

Spontane periodische Aenderungen des Imbibitionsvermögens des Protoplasma.

Aenderungen der Capacität für Wasser treten im Protoplasma lebender Pflanzen auch spontan ein; ohne nachweisbare Einwirkung äusserer Einflüsse, unter sich gleich bleibenden Verhältnissen der Pflanze. So bei der Bildung der sogenannten contractilen Vacuolen. Im Protoplasma einfach organisirter Gewächse, namentlich in dem, mit dem Vermögen selbstständiger Ortsveränderung begabten, aus der Zellhaut ausschlüpfenden protoplasmatischen Zelleninhalte vieler Algen und Pilze finden sich kleine, kugelige Hohlräume, erfüllt von schwach lichtbrechender Flüssigkeit, welche in kurzen, rhythmisch auf einanderfolgenden Perioden allmälig an Grösse zunehmen, um dann rasch und plötzlich zu verschwinden, und nach einiger Zeit zunächst als kleine Hohlräume wieder aufzutreten, die aufs Neue wachsen, nach Erreichung eines Maximum von Volumen wieder plötzlich unsichtbar werden, und so die Abwechselung von Auftauchen im Protoplasma, Wachsen und Verschwinden in stetiger Folge wiederholen.

Die contractilen Vacuolen kommen in Schwärmsporen niederer Gewächse aus den mannichfaltigsten Formenkreisen vor: ja eine dicht unter der Anheftungsstelle der beweglichen Wimpern bei Cystopus candidus und cubicus,[1] bei den Myxomyceten als einzige derartige Hohlräume im Protoplasma, sowohl in den rasch beweglichen aus den Sporen schlüpfenden Schwärmern, als in den langsamer den Ort verändernden Myxamoeben, zu denen diese Schwärmer sich umwandeln;[2] in Mehrzahl dagegen in den, aus dem Verschmelzen mehrerer solcher Myxamoeben entstandenen Plasmodien.[3] Bei Volvocinen sind sie der, eine grosse, in gewöhnlicher Weise sich verhaltende Vacuole umhüllenden Schicht aus Protoplasma eingelagert, bei Gonium pectorale in Zweizahl oder Dreizahl.[4] Die gleiche Lagerung hat die einzige contractile Vacuole der Palmellacee Apiocystis minor, welche ihre Pulsationen auch dann noch fortsetzt, wenn die Schwärmspore zur Ruhe gelangt ist.[5]

Aus dem geringen Grade lichtbrechender Kraft des Inhalts der contractilen Vacuole, welcher bei genauer Einstellung des (chromatisch untercorrigirten) Mikroskops auf den grössten Querdurchschnitt der Vacuole in der röthlichen Farbung desselben innerhalb des bläulich erscheinenden Protoplasmas sich zu erkennen giebt, verglichen mit dem gleichartigen optischen Verhalten der grossen, nachweislich von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Vacuolen geht der relativ grosse Wassergehalt der contractilen Hohlräume mit Bestimmtheit hervor. Das Auftauchen der contractilen Vacuole kann nicht anders aufgefasst werden, als das der gemeinen: als die Ausscheidung nach Innen aus dem Protoplasma eines Tropfen Wassers, welches einen Theil

1) de Bary, Berichte naturf. Ges. zu Freiburg, 1860, 8. — 2) de Bary in Siebold und Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool., X, p. 155. — 3) Cienkowski in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 420 ff. — 4) Cohn in N. A. A. C. L. N. C., 24, 1, 193. Die contractilen Vacuolen sind bei Volvox globator und bei Gonium pectorale bereits von Ehrenberg erkannt, und als Samenbläschen gedeutet worden (Ehrenberg, Die Infus. als vollk. Organismen, pp. 55, 64). — 5) G. Fresenius in Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. II, p. 238.

Digitized by Google

der löslichsten Bestandtheile des Protoplasma gelöst enthält; — das allmälige Anwachsen, als theils beruhend auf der Fortsetzung dieser Ausscheidung, theils auf endosmotischer Aufnahme weiteren Wassers durch die Inhaltsflüssigkeit der contractilen Vacuole. Das plötzliche Verschwinden der Vacuole erklärt sich dann durch eine reissend schnell eintretende Steigerung der Imbibitionsfähigkeit für Wasser des die Vacuole zunächst umschliessenden Protoplasma. Dieses verschluckt mit einem Male die in der Vacuole enthaltene Flüssigkeit, und dehnt dabei sich aus, den von der Vacuole bis dahin eingenommenen Raum ausfüllend. Die Steigerung der Capacität des die contractile Vacuole enthaltenden Protoplasma ist aber eine vorübergehende. Mit ihrem Sinken tritt die Vacuole im Innern des Protoplasma wieder auf.

Die Zeitfrist zwischen je zweien Pulsationen der Vacuole (von einem Verschwinden derselben bis zum nächsten) ist bei der nämlichen Vacuole innerhalb kürzerer Zeiträume (einiger Stunden) gleich; für die Vacuolen verschiedener Individuen derselben Art aber zwischen der ein- und dreifachen Dauer schwankend. Am raschesten folgen die Perioden des Verschwindens einander bei Volvocinen (bei Gonium pectorale im Maximum in Fristen von 10 zu 40 Secunden)[1], am langsamsten bei Myxomyceten.

Die in Zwei- oder Dreizahl innerhalb derselben Zelle von Gonium pectorale vorhandenen contractilen Vacuolen zeigen in dem Auftreten, Anwachsen und Verschwinden unter sich eine regelmässige Abwechselung. In zur Ruhe gelangten Familien »sieht man in jeder Gonidienzelle zwei Vacuolen, nicht weit von einander, doch ohne sichtbaren Zusammenhang, beide gleich gross und gleich hell. Allmählich verfinstert sich die eine von beiden (*a*) und wird undeutlicher, als sei ihr Inhalt in seiner lichtbrechenden Kraft nicht mehr so verschieden von dem grünen Inhalt der Zelle, als früher. Mit einem Male sieht man den Umfang der Vacuole *a* sich zusammenziehen, wie die Oeffnung eines Beutels, der rasch zugeschnürt wird. Die Vacuole *a* ist nun völlig verschwunden; die Vacuole *b* dagegen ist unverändert, gross und wasserhell. Nach kurzer Zeit tritt genau an demselben Punct, wo *a* verschwunden war, ein lichter Raum auf, der von Secunde zu Secunde grösser wird; endlich genau wie früher die Gestalt eines scharf begrenzten Hohlraums annimmt; nun sieht man wieder beide Vacuolen in gleicher Stärke neben einander (*a* und *b*) Bald darauf beginnt die bisher unveränderte Vacuole *b* sich zu verdunkeln und zusammenzuziehen. Mit einem Male verschwindet sie; dann ist blos *a* sichtbar«, und so fort. Das wechselnde Spiel des Verschwindens und Wiedererscheinens der beiden Vacuolen lässt sich halbe Stunden lang verfolgen. Die Zeit, welche zwischen der Zusammenziehung der Vacuole *a* und *b*, oder *b* und *a* verstreicht, ist für die nämliche Zelle gleich, für verschiedene aber schwankend zwischen 10 und 23 Secunden.[2])

Periodische Aenderungen des Volumens zeigen ferner die kugeligen Vacuolen in den Enden von Closterium und Docidium, welche in Tanzbewegung begriffene Krystalle[3]) enthalten. Eine sehr bedeutende Verkleinerung dieser Vacuolen ist sichtbar, wenn das bewegliche Protoplasma in ihrer Nähe sich anhäuft; sie dehnen sich wieder aus, wenn diese Protoplasma-Anhäufung sich durch Rückkehr eines Theiles ihrer Masse nach der Mitte der Zelle vermindert.[4])

Ein Unterschied des Wassergehalts verschiedener Stellen der peripherischen Schicht einer Protoplasmamasse giebt sich in der örtlich verschiedenartigen Dehnbarkeit dieser Schicht zu erkennen, die bei der künstlichen Contraction protoplasmatischen Zelleninhaltes durch wasserentziehende Mittel in dem stellenweis längeren Anhaften dieser Schicht an der Innenfläche der Zellhaut hervortritt. Bei Zusatz langsam wirkender Lösungen, z. B. einer verdünnten Zuckerlösung, zu dem Wasser, in welchem lebendige grössere Zellen, etwa von Fadenalgen, Vaucheria, Oedogonium, Cladophora etc., von Charen, aus saftreichem Paren-

1) Cohn a. a. O. — 2) Cohn in N. A. A. C. L. 24, 1, p. 193. — 3) Höchst wahrscheinlich Gypskrystalle; de Bary, Unters. über die Conjugaten, Lpz. 1858, p. 43. — 4) de Bary a. a. O. p. 39.

Digitized by Google

chym von Gefässpflanzen sich befinden, löset sich zunächst die oberflächliche Schicht des sich zusammenziehenden protoplasmatischen Inhaltes nur stellenweise von der Innenseite der Zellhaut; an anderen, grösseren Stellen bleibt sie ihr anhaften, so dass die contrahirte Inhaltsmasse eine mehrfach ausgebuchtete Form erhält. Bei längerer (und durch Verdunstung eines Theiles des Wassers der Lösung sich verstärkender) Einwirkung der die Contraction hervorrufenden Ursache geht die unregelmässige Form der zusammengezogenen protoplasmatischen Inhaltsmasse durch allmähliche Einziehung und Abrundung ihrer Vorsprünge in die sphäroidische über, vorausgesetzt, dass die Stoffe der wasserentziehenden Lösung nicht allzurasch auf die chemische Zusammensetzung des Protoplasma einwirken.

Die von der Zellhaut zuerst zurückweichenden Stellen grösster Dehnbarkeit der peripherischen Schicht des Zelleninhaltes sind selbstverständlich die wasserhaltigsten Partieen dieser Schicht.

Wird nach erfolgter theilweiser Zusammenziehung des Inhalts derselbe durch reichlichen Wasserzusatz zur Wiederausdehnung gebracht, und darauf sofort aufs Neue durch Zuckerlösung contrahirt, so zeigt sich sehr häufig, dass die peripherische Schicht desselben nicht genau in denselben Punkten der Zellenhaut anhaftet, wie bei der kurz zuvor erfolgten Contraction. Die Stellen grösster Dehnbarkeit und grössten Wassergehalts dieser Schicht haben innerhalb einer kurzen Frist den Ort gewechselt: ein weiteres Beispiel spontaner Aenderungen der Capacität für Wasser in einzelnen Theilen einer Protoplasmamasse.

Eine verwandte Erscheinung ist das Ausziehen einzelner, der Zellwand anhaftender Stellen der Aussenfläche des protoplasmatischen Zelleninhalts zu langen, dünnen Strahlen, welche bei mehreren Volvocinen eintritt, indem die Zellmembran in Richtung der Flächen stärker wächst, als jener Zelleninhalt an Volumen zunimmt. Die strahlenförmigen Stränge aus Protoplasma durchziehen einen mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Raum zwischen der Aussenfläche der Protoplasmamasse und der Innenfläche der Zellhaut. Häufig werden sie in die Hauptmasse des Inhalts eingezogen.

Diese strahlenförmigen Anhängsel der Aussenschicht des Zellinhalts sind bei Volvox globator bereits von Ehrenberg dargestellt. [1]) Als Fortsätze der peripherischen Schicht des Protoplasma sind sie durch Cohn bei Chlamidococcus pluvialis erkannt worden. [2]) Sie finden sich hier sehr regelmässig bei den Schwärmsporen an den natürlichen Standorten des Pflänzchens, während sie bei der Zimmercultur eingezogen zu werden pflegen. Aehnliche Fortsätze an beiden Polen der einzelnen langgestreckten protoplasmatischen Zelleninhaltsmassen zeigt Stephanosphaera. [3]) Bei Volvox und Chlamidococcus bestehen sie meist aus farblosem Protoplasma, dem nur ausnahmsweise Chlorophyllkörper, in seltensten Fällen auch contractile Vacuolen eingebettet sind. [4]) Bei Stephanosphaera sind nun die letzten Enden der, oft weitverzweigten, Fortsätze farblos; an der Bildung ihrer, der Hauptmasse des protoplasmatischen Zelleninhaltes näheren Theile nimmt die durch eingelagertes Chlorophyll gefärbte Partie desselben Theil.

Die Stellen grösster Dehnbarkeit und grössten Wassergehalts der Aussenfläche von Protoplasmamassen sind in Zellen der nämlichen Art innerhalb weiter Grenzen verschiedenartig. Die Orte des Haftens von Partieen des protoplasma-

1) Die Infus. als vollst. Org., p. 49. — 2) N. A. A. C. L. N. C. 22, 2, p. 659. — 3) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool., IV (1853). Tf. 6, f. 2, 4—7. — 4) Beobachtet bei Volvox durch Busk. in Transact. microsc. soc. 1852, p. 35.

tischen Inhalts von Zellen an deren Innenwänden zeigen in vielzelligem Parenchym, z. B. in den einzelnen Zellen die verschiedenartigste Anordnung (ein Umstand, der auf periodische, in den verschiedenen Zellen zu verschiedenen Zeiten eintretende Aenderungen der Dehnbarkeit hinweiset). Allgemein verbreitet ist indess die Erscheinung, dass in Zellen, die vorwiegend nach einer gegebenen Richtung hin ausgedehnt sind, die Ablösung des protoplasmatischen Inhalts früher von den längeren, als von den kürzeren Wänden beginnt.

Der Rückzug des protoplasmatischen Inhalts von der Zellwand hebt an, bei allmäliger und langsamer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung, an einer oder mehreren relativ kleinen, runden Stellen, so dass zwischen Zellhaut und Inhalt linsenförmige, mit wässeriger Flüssigkeit erfüllte Räume sich bilden, die bei weiterem Zurückweichen des Inhalts von der Wand, und bei theilweiser oder gänzlicher Einziehung der zwischen ihnen verlaufenden Vorsprünge des Inhalts in die sich abrundende allgemeine Masse desselben zu einer mantelförmigen Flüssigkeitsschicht zusammenfliessen. So in den Parenchymzellen der Stängel von Tradescantia virginica, der Blüthenschäfte von Richardia aethiopica Kth., der fast reifen Früchte von Phytolacca decandra, der Blätter von Vallisneria spiralis u. s. w., in den Zellen der Blumenblatthaare von Hibiscus Trionum.

In langgestreckten derartigen Zellen von Tradescantia, Richardia, Vallisneria geben zugleich gute Beispiele für den frühen Eintritt des Rückzugs des Zelleninhalts von den langen, den späten von den kurzen Wänden der Zelle. Nicht minder deutlich tritt bei Fadenalgen mit gestreckten Zellen das Zurückweichen des sich contrahirenden Inhalts früher an den Seitenflächen, weit später an den Endflächen ein; so bei Spirogyra, Cladophora, Draparnaldia, Oedogonium.[1] Bei den Oedogonien löset sich der Zelleninhalt regelmässig zuerst in der Mittelgegend einer Seitenfläche von der Wand an einer kreisförmigen oder elliptischen Stelle, und zwar meist in sämmtlichen Zellen eines Fadens an der nämlichen Seite. An den Endflächen bleibt er, bei allen diesen Fadenalgen, zunächst in breiter Ausdehnung noch haften, von denen er erst bei weiterer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung sich zurückzieht. Dabei geschieht es bisweilen bei Cladophora, sehr selten bei Oedogonium und den Zygnemaceen, dass einzelne kleine Stellen der bis dahin an der Endfläche haftenden Fläche auch ferner ihr adhäriren, und bei weiterer Contraction der Inhaltsmasse zu fädlichen Fortsätzen ausgezogen werden. Ein derartiges Anhaften an den Seitenflächen der Zellen kommt nur äusserst selten vor.[2] An den dünnsten (gemeinhin im Mittelpunkte gelegenen) Stellen der Endflächen haftet der contrahirte Inhalt der etwas gestreckten Zellen von Florideen.[3] Beschaffenheit und Concentration der zur Zusammenziehung des Zelleninhaltes angewendeten Lösungen sind von erheblichem Einfluss auf den Verlauf dieser Erscheinungen. Der Zusatz von Lösungen kohlensaurer Alkalien, namentlich kohlensauren Ammoniaks, bewirkt auch da eine gleichmässige Ablösung des Inhaltes von der Zellhaut, wo die Lösungen anderer indifferenter Stoffe, z. B. von Zucker, bei vorsichtigster Anwendung in grosser Verdünnung, ein stellenweises Haftenbleiben der Hautschicht an der Wand hervorrufen. So bei inhaltsarmen Zellen von Oedogonien. Je concentrirter, bis zu einem gewissen Grade, über den hinaus eine störende Einwirkung auf die Organisation des Protoplasma erfolgt (S. 11), eine und dieselbe Lösung verwendet wird, um so gleichmässiger zieht sich der Inhalt von der Wand zurück.

Auf der, durch ungleichen Gehalt an Wasser bedingten verschiedenartigen Dehnbarkeit einzelner Stellen der peripherischen Schicht von Protoplasmamassen beruht es, dass bei künstlicher Zusammenziehung des Inhalts sehr langgestreckter Zellen dieser zu mehreren sphäroidischen Massen sich zusammenballt, die beim Beginn der Zusammenziehung durch eingeschnürte Stellen des protoplasmatischen

1) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 5. — 2) Vgl. Pringsheim, Bau der Pflanzenzelle Tf. 3, fig. 15, 17, 19. — 3) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 4.

Digitized by Google

Zelleninhalts, weiterhin durch dünne Verbindungsstränge, Fortsetzungen der peripherischen, hautähnlichen Schicht desselben in Verbindung stehen, und endlich vollständig von einander sich trennen.

Der Hergang vollzieht sich in der Weise, dass die Contraction des Inhalts zwischen je zwei solchen in Sonderung von einander begriffenen Ballen am raschesten vor sich geht. Die umfangreicheren Massen erscheinen zunächst durch einen dünneren Isthmus verbunden. Je weiter die einander zugekehrten Enden der mehr und mehr sich abrundenden Massen auseinander rücken, um so schmäler wird dieser Isthmus: sowohl durch mechanische Auseinanderziehung, als auch durch Uebertritt eines Theiles seiner Substanz in die Protoplasmaballen, welche er verbindet. Endlich führt nur noch ein dünner, fadenförmiger Strang aus Substanz, welche sichtlich mit derjenigen der Hautschicht beider Massen übereinstimmt, von der einen zu der anderen. Auch dieser Strang reisst schliesslich und auch seine Substanz fliesst in die sphäroidischen Massen über, denen er anhaftete. Läge nun dieser Isthmus, und der dünne Strang, in den er weiterhin sich verwandelt, stets in der Achse der Zelle; — verbände er stets die Pole, die am meisten einander genäherten Puncte der sich abrundenden Protoplasmamassen, so wäre der Vorgang der Abtrennung eines von einer Flüssigkeitsmasse sich sondernden Tropfens zu vergleichen, und er liesse sich ohne Weiteres aus bekannten Gesetzen der Hydrostatik erklären. So sind die Verhältnisse aber nicht immer. Bisweilen, allerdings nur in der Minderzahl der Fälle, haftet der Verbindungsstrang der sich trennenden Protoplasmamassen an Punkten, die weit ausserhalb der Längsachse der Zelle, und von den einander zugekehrten Polen der sphäroidischen Massen ziemlich weit entfernt liegen.[1]) Für diese Thatsachen giebt es nur eine Erklärung: die peripherische Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts muss an verschiedenen Stellen von verschiedener Dehnbarkeit sein, und zwar an denjenigen, wo sie sich zu den die einzelnen Ballen verbindenden Strängen und Fäden auszieht, von grösster. — Folgerechter Weise muss dieser Schluss auch auf das Verhältniss der Aussenfläche des protoplasmatischen Zelleninhalts zur Innenwand der Zelle übertragen werden. Bis zum Erweis des Gegentheils muss der Grund des stellenweisen Anhaftens des sich contrahirenden Inhalts an der Wand der Zelle in der, an den Haftstellen kleinsten und in deren Nachbarschaft grössten Dehnbarkeit der Aussenfläche gesucht werden, nicht in Ungleichheiten der Adhäsion der Aussenfläche des Protoplasma an die Zellwand. Auch lässt sich durch diese Annahme die stellenweis ungleiche Adhäsion dieser an jene genügend erklären.[2]) Da bei fortgesetzter Einwirkung wasserentziehender

1) Man vergleiche in der von Pringsheim auf T. III. f. 18 seiner Schrift: »Unters. über Bau und Bild. d. Pflanzenzelle« gegebene Abbildung von Riccia fluitans, die Darstellung der zweituntersten Zelle. Aehnliche Fälle kommen häufig in mit Zuckerlösung behandelten Blattzellen der Vallisneria spiralis vor. Sie sind insoferu noch eclatanter als der eben erwähnte, als der Verbindungsstrang nicht der Innenwand der Zellhaut anliegt, sondern, wenn auch ihr nahe, und meist (nicht immer) ihr parallel, doch getrennt von ihr verlauft. An einem irgend grösseren Präparate kann man mit Sicherheit auf den Eintritt der Erscheinung rechnen. Eine Andeutung des Eintritts eines solchen Verhältnisses findet sich in der untersten Zelle der Fig. 21 derselben Tafel Pringsheim's.

2) Zu dem nämlichen Schlusse gelangte Nägeli (a. a. O. p. 4), zum Theil aber von falschen Prämissen. Er giebt an, dass bei den Pollenkörnern von Campanula der Inhalt an den Wandflächen zwischen den Poren der Exine haften bleibe, nur unterhalb jeder Pore von der Wand sich zurückziehe, und legt darauf besonderes Gewicht. Diese Angabe ist irrig. Der Inhalt völlig reifer Pollenkörner von Campanula lässt sich (gleich dem der meisten reifen Pollenzellen) durch wasserentziehende Mittel nicht zur Contraction bringen. Wohl aber wird durch Anwendung solcher Lösungen die halbkugelig nach dem Innenraume des Korns vorspringende Ansammlung von halbfester Membransubstanz deutlicher sichtbar, welche unterhalb jeder Pore sich findet. Schacht hat dies Verhältniss ganz richtig erkannt und abgebildet (Pringsheim's Jahrb. II, 130, Tf. 16, f. 1, 2). Es wird sehr klar anschaulich, wenn man Pollenkörner unter dem Mikroskope durch gelinde Quetschung zerdrückt (starker Druck würde die Membranstoffanhäufung breit quetschen) und dann Chlorzinkjod zusetzt. Eine durch Aufquellen der nur halbfesten Schicht von Zellstoff

Digitized by Google

Lösungen die Gestalt des contrahirten Inhalts in die sphäroïdische übergeht, so muss weiter geschlossen werden, dass bei solcher Einwirkung die Ungleichheiten der Dehnbarkeit der peripherischen Schicht des Protoplasma sich allmälig ausgleichen.

§ 8.
Bewegungen des Protoplasma.

Im Protoplasma lebender Pflanzen werden häufig Bewegungserscheinungen beobachtet: Ortsveränderungen der dem Protoplasma eingelagerten Körnchen sowohl, wie auch Gestaltsveränderungen der zähe-flüssigen Masse des Protoplasma selbst. Am energischesten und ansehnlichsten treten diese Bewegungen an den Plasmodien der Myxomyceten hervor; hüllenlosen Protoplasma-Anhäufungen, entstanden durch die Verschmelzung mehrerer oder vieler, aus den Fortpflanzungszellen dieser Pilze ausgeschlüpften protoplasmatischen Inhaltsmassen von Zellen, von specifisch verschiedener, während der lebhaftesten Orts- und Gestaltveränderung des Protoplasma im Allgemeinen von dendritisch verzweigter Gestalt; oft von beträchtlicher Grösse; — die von Didymium Serpula, Stemonitis fusca und oblonga bedecken nicht selten eine Fläche von mehreren Quadratcentimetern. Der Bewegungen sind zweierlei: rasche Strömungen verschiedener Richtung in band- oder strangförmigen Parthieen des Protoplasma, und langsamere Gestaltänderungen der ganzen Protoplasmamasse[1]). Jede der rasch strömenden Bewegungen eines Theiles des Protoplasma ist eine vorübergehende, nie eine stetig andauernde. Beim Eintritt einer solchen Strömung in einer, unmittelbar zuvor ruhenden Parthie des Plasmodium erkennt man an geeigneten Objecten (unter den von mir beobachteten am Bequemsten an Plasmodien eines Physarum, Didymium Serpula und Didymium leucopus, demnächst an solchen von Aethalium septicum), dass die strömende Bewegung in der Masse des Protoplasma nach rückwärts um sich greift, dass Theile des Protoplasma in die Strömung hinein gezogen werden, welche den von der Bewegung bereits ergriffenen in einer, der Strömungsrichtung genau entgegengesetzten Richtung angränzen. So setzt sich eine strang- oder bandförmige, kürzere oder längere, schmälere oder breitere, oft sehr schmale Parthie des Protoplasma in rasch sich beschleunigende Bewegung nach dem Punkte hin, an welchem die Ortsveränderung begann. In der Achse der Strömungsbahn ist die Bewegung am raschesten, nach den Gränzen derselben hin langsamer. Die Strömung verzweigt sich häufig nach rückwärts, einem aus mehreren Quellenbächen entstehenden Flusse

---

der Intine bewirkte Zusammendrängung des Inhalts ist hier mit einer Contraction desselben verwechselt. An den Verdickungsstellen unterhalb der Poren der Exine ist die Intine am stärksten aufgequollen, hat den Inhalt am weitesten zurück gedrängt.

1) Die Aenderungen der allgemeinen Gestalt der Plasmodien der Myxomyceten sind seit längerer Zeit bekannt (vgl. Fries, Syst. mycol. 3, 1833, 70). Die Körnchenströmung wurde von de Bary aufgefunden (Siebold und Kölliker Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 121 ff.) eine Entdeckung, welche der wesentlichste Fortschritt unserer Kenntniss der Protoplasmabewegung ist. Sie wurde weiter verfolgt von Cienkowski (Pringsheims Jahrb. 3, p. 400) und von de Bary selbst (die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 35 ff.); in Bezug auf die Verhältnisse des Protoplasma zu äussern Einwirkungen durch Kühne (das Protoplasma, Lpz. 1864). Die nachstehende Schilderung beruht durchgehends auf eigenen, die der genannten Forscher wiederholenden Beobachtungen.

Digitized by Google

vergleichbar. Liegt der Ort des ersten Auftretens der Strömung nicht an der äussersten Extremität einer schmalen Verzweigung des Plasmodium, sondern am Rande einer grossen Ausbreitung desselben oder mitten in einer solchen, so bilden sich in der Regel mehrere, von verschiedenen Richtungen kommende Strömungen nach diesem Orte hin. Alle diese Ströme verlaufen in den grösseren Anhäufungen von Protoplasma zwischen ruhenden Massen ihnen gleichartiger Substanz, von denen sie durch keinerlei wahrnehmbare Organisation abgegränzt sind. Nicht selten wird ein Theil dieses seitlich angränzenden ruhenden Protoplasma in die Strömung hinein gezogen. Nicht selten verlangsamt sich die Bewegung eines peripherischen Theils der strömenden Masse bis zum Stillstande, und dieser Theil tritt aus der Bewegung heraus, dem ruhenden Protoplasma sich anschliessend. Die Strömung wird gespeist, indem immer weiter von dem Ziele derselben abgelegene Theile des Protoplasma in sie eintreten. Am Zielpunkt der Strömungen häuft sich die Substanz des Protoplasma, eine Protuberanz über die bisherige Fläche bildend; von den Endpunkten der Strömung fliesst sie hinweg. Während der Strömung verändert der Zielpunkt bisweilen seinen Ort um ein Geringes; es kann diese Ortsänderung sowohl in Richtung der Strömung, als in ihr entgegengesetzter, als auch in von ihr divergirender erfolgen. — Nach kürzerer oder längerer, in keinem beobachteten Falle 5 Minuten übersteigender Dauer der Strömung in einer gegebenen Richtung verlangsamt sie sehr rasch, und steht dann still. Bald tritt dann eine Strömung in anderer Richtung ein; in der Regel eine genau entgegengesetzte, welche von dem bisherigen Zielpunkte fern entstehend, allmälig bis zu diesem zurück greift, und das hier aufgesammelte Protoplasma grossentheils zu der Stelle zurück befördert, von der es kam. Die Rückströmung folgt im Grossen und Ganzen den nämlichen, nicht scharf begränzten Bahnen, wie die erste Strömung.

Nach bestimmten Richtungen hin überwiegt, während längerer Zeiträume und während mehrerer Hin- und Herströmungen, die Wanderung der Masse des dauernd seinen Platz verlassenden Protoplasmas. Es fliesst nach diesen bevorzugten Richtungen hin ein grösseres Quantum als während der Rückströmungen zurückfliesst. So verändert die ganze Masse des beweglichen Protoplasmas allmälig den Ort und die Gestalt. In jedem irgend grösseren Plasmodium treten mehrere, fächerartig divergirende solche Richtungen auf, so dass das Plasmodium sich baumartig verzweigt; meist vielfach wiederholt verzweigt. Die Verzweigungen liegen bei dünnflüssigen Plasmodien in der Ebene der Unterlage, auf welcher hin dasselbe kriecht, so bei Didymium, Physarum und jüngeren Zuständen der Plasmodien von Aethalium. Sie breiten sich auf dieser Unterlage flach aus. Wo die eine seitliche Auszweigung eine andere berührt, da verschmelzen beide. Die so entstehenden zahlreichen Anastomosen stellen an Plasmodien, die in schmalen Strömen vorrücken, ein Netz mit vielen und weiten Maschen dar: so vielverzweigte Plasmodien von Aethalium septicum (Fig. 3). Plasmodien, die in breiten Massen wandern, bilden nur selten ähnliche Maschen durch das Anastomosiren seitlicher Auszweigungen. Ihre Ränder sind an den Seiten, nach denen hin die dauernde Ortsveränderung vorzugsweise erfolgt, nur unregelmässig gelappt und eingekerbt; eine Gestaltung, die darauf beruht, dass in die neu eingeschlagenen Wanderungsrichtungen das Protoplasma in so grosser Masse einströmt, dass einander nahe angränzende in der Bildung begriffene Auszwei-

gungen auf weite Strecken hin mit einander verschmelzen. Dagegen bilden sich bei solchen Plasmodien häufig Unterbrechungen der Continuität der Masse, Löcher innerhalb der Ausbreitung des Protoplasma, dadurch dass von bestimmten Stellen im Innern desselben die Substanz rascher nach einer oder mehreren



Fig. 3.

Richtungen hinweg wandert, als nach anderen. So an sehr beweglichen Plasmodien von Didymium Serpula (Fig. 4).

Bei zäheren, minder dünnflüssigen Plasmodien streben die neuen Auszweigungen auch aufwärts, nach allen Richtungen des Raumes. So bei Stemonitis fusca und oblonga schon frühe. Die einzelnen Auszweigungen endigen als Kegel von ziemlicher Steilheit, so dass diese Plasmodien als dicke, kissenförmige, mit dicht

Fig. 3. Stück eines kleinen Plasmodium von Aethalium septicum, welches während mehrstündigen Liegens im Dunkeln von einem Stückchen Gerberlohe auf eine untergelegte nasse Glasplatte übergetreten war und auf dieser in vielfachen Verzweigungen sich ausgebreitet hatte, 100fach vergr. Nur in einem Theile der Zeichnung ist der Unterschied zwischen körniger Innensubstanz und hyaliner Hautschicht ausgeführt, im Uebrigen sind nur die äusseren Umrisse des Plasmodium gegeben. Zwei Schleifen des Netzes sind hier in der Auflösung ihrer Umgränzung nach aussen begriffen. — Der gekrümmte Ast des Plasmodium links oben trat 6 Minuten nach Anfertigung der Zeichnung mit dem Aste zunächst unter ihm zu einer neuen Masche des Netzes zusammen.

Digitized by Google

gedrängten kurzen Spitzen besetzte Massen aus weisslicher opalisirender Substanz sich darstellen. Eine ähnliche Aufrichtung der stumpf endenden Ausbrei-



Fig. 4.

tungen tritt bei Aethalium septicum und mehreren anderen Myxomyceten bei Herannahen des Erstarrens des Plasmodium zum Fruchtkörper ein. — Form und Richtung der Auszweigungen, somit der ganze Habitus der Plasmodien werden augenscheinlich beeinflusst durch die Schwerkraft, deren Zuge die Substanz um so leichter passiv folgt, je dünnflüssiger sie ist; — und durch das Licht. Dünnflüssige Plasmodien bewegen sich vorzugsweise nach der Seite stärkster Be-

Fig. 4. Ein sehr kleines Plasmodium von Didymium Serpula, das aus einem Sclerotienstück auf einer feuchten Glasplatte sich entwickelt hatte, 30fach vergr. Die Schattirung druckt die Anhäufung des strömenden Protoplasma in der Richtung senkrecht zur Unterlage aus. Die dunkelsten Stellen sind die dicksten. Die Pfeile deuten einen Theil der in einem gegebenen Augenblick beobachteten mannichfaltigen Strömungsrichtungen an. — Mit dem unteren Ende der linearen Verlängerung des Plasmodium rechts unten sass dasselbe einem Stück nicht in Bewegung übergegangenen Sclerotiums auf. Während der Beobachtung entleerte sich dieser Strang seiner rasch fliessenden körnigen inneren Substanz, und darauf wurde, binnen drei Minuten, auch die hyaline Hautschicht in die grosse flache Ausbreitung des Plasmodium eingezogen.

Digitized by Google

leuchtung hin (wenigstens auf bestimmten Entwickelungszuständen). Im Dunkeln werden zahlreichere und längere neue Auszweigungen rascher gebildet, als im Lichte. Dieser letztere Unterschied tritt besonders auffällig an Aethalium septicum vor, dessen im Lichte entwickelte Plasmodien kurze, gedrungene, dicke (in Bezug auf die Unterlage) Aeste haben, während die im Finstern ausgebildeten aus langen, schmalen, dünnen Auszweigungen bestehen. Auch die Färbung beider ist verschieden, intensiv gelb bei jenen; grüngelb, und nach langem Verweilen im Dunkel weisslich bei diesen.

Bei grosser Divergenz der Richtungen und grosser Intensität des Strebens zur Anhäufung der Substanz an die Endpunkte von Verzweigungen erfolgt eine Trennung des Plasmodium in mehrere gesonderte Massen: so ganz regelmässig beim Herannahen der Bildung eingekapselter Ruhezustände (siehe S. 2); bei Stemonitis auch kurz vor Eintritt der Fruchtbildung.

Je lebhafter die dauernde Ortsveränderung eines Plasmodium ist, um so weniger tritt eine Sonderung seines Protoplasma in eine Hüllschicht und eine innere körnchenreiche Masse hervor. An den fortrückenden Rändern dünnflüssiger Plasmodien von Didymium ist sie nur noch in der glatten Umgränzung der Masse zu erkennen. An langsam wandernden Plasmodien dagegen ist die Hautschicht sehr deutlich eine dicke, membranähnliche Lage glasartig durchsichtiger, durch weit grössere Festigkeit und stärkeres Lichtbrechungsvermögen von der rasch strömenden Innenmasse weit verschiedener Substanz. An dünnen Plasmodiensträngen von besonderer Starrheit ist die Hautschicht gegen die Innenmasse scharf, mit ebener Fläche abgegränzt. Beide Beschaffenheiten der Aussenfläche können neben einander, durch allmälige Uebergänge vermittelt, am nämlichen Plasmodium vorkommen (Fig. 4). In dünnen, relativ starren Plasmodiumsträngen ist die ganze innere Masse in der Strömung veränderlicher Richtung, hier also in Hin- und Herströmen begriffen, während die Hautschicht vergleichungsweise ruht. Es kommt dabei nicht selten vor — an schlanken Auszweigungen der Plasmodien von Aethalium septicum z. B., — dass die Hautschicht eines solchen Stranges zeitweilig von der strömenden körnigen Masse völlig entleert wird und als zusammensinkende Röhre zurück bleibt, deren verkleinerter Innenraum mit Wasser sich füllt, das er aus der Umgebung einsaugt; — worauf dann mit dem Beginn der Rückströmung die körnige Innenmasse in die Röhre wieder eintritt, sie aufs Neue füllend. An minder beweglichen Stellen von Plasmodien geht sehr häufig eine dünne äusserste Lage der Hautschicht in einen dauernden Ruhezustand über. Sie erscheint dann als eine dünne, durch anklebende fremde Körperchen körnig aussehende Schicht zähen, das Licht schwach brechenden Schleimes, welche die stärker lichtbrechende Aussenfläche der ferner der Bewegung fähigen Hautschicht als ein lichter Saum umgiebt[1]. Verändert das Plasmodium den Ort, so bleibt diese Hülle auf der früheren Lagerstätte zurück, die Spur der früheren Lagerung zeichnend.

Der höchste Grad des Unterschieds der Beschaffenheit von Hautschicht und innerer Substanz tritt an den hinteren, bei dem Fortrücken der ganzen Masse des Protoplasma am Weitesten zurückbleibenden Strängen solcher Plasmodien von

1) Hulle der Plasmodien bei de Bary, Siebold u. Kolliker Ztschr. f. wiss. Zool. 10, p. 127; — die Mycetozoen, p. 51.

Digitized by Google

Aethalium septicum, Stemonitis fusca ein, welche beginnen sich zu Fruchtkörpern umzubilden. Je näher die Fruchtbildung heranrückt, um so starrer wird



Fig. 5.

die Hautschicht der Stränge, in denen das Protoplasma wandert. Es tritt ein Zeitpunkt ein, wo die röhrenförmigen Hüllen aus Hautschichtsubstanz von der körnigen Innenmasse dauernd sich entleeren, ohne dass ihre Substanz weiter wandert. Sie bleiben in collabirtem Zustande auf der Unterlage zurück, als durchscheinende, eintrocknende, Spinnweben ähnliche Fäden die Pfade bezeichnend, welche das wandernde Protoplasma ging. In der unmittelbarsten Nähe der Fruchtkörper der genannten Myxomyceten wird die Substanz der entleerten Hautschichtröhren selbst straff und elastisch; sie erhält alle wesentlichen Eigenschaften einer Zellmembran. — Die Differenz zwischen Hautschicht und Innenmasse ist in hohem Grade abhängig von der Natur des umgebenden Medium. Ein Plasmodium, wel-

Fig. 5. Plasmodium von Didymium Serpula, in seinem hinteren, dünnen, relativ starrem Theile von einer dicken Hautschicht umgränzt, die am ausgebreiteten vorderen Theile, gegen den vorzugsweise wandernden vorderen Rand hin, allmälig dünner wird, endlich fast verschwindet.

Digitized by Google

ches in feuchter Luft oder in einer dünnen Wasserschicht die schärfste Sonderung beider zeigt, wird in seiner Masse, selbst in vorlängst gebildeten Strängen gleichartiger, die Hüllschicht wird verschwindend dünn, die ganze Masse dünnflüssiger (so dass der Aussenseite der Hautschicht anhängende fremde Körperchen mit in die Bewegung hinein gerissen werden), wenn das Plasmodium mit einer verdünnten, etwa 1 pCt. Lösung von Zucker, oder von einem beliebigen Kali- oder Natronsalze benetzt wird[1]).

Wenn an höchst beweglichen Plasmodien mit äusserst dünner Hautschicht neue Auszweigungen gebildet werden, da erfolgt deren Hervortreten in breiten Massen, meist reissend schnell (Fig. 6). Eine zeitliche Differenz zwischen der Betheiligung der Hautschicht und der körnigen Masse an der Bildung der neuen Auszweigung ist dann nicht erkennbar. Um so deutlicher ist sie beim Hervorwachsen neuer Sprossungen aus Plasmodien oder Plasmodienstellen mit dickerer Hautschicht. Die neuen Auszweigungen der Protoplasmamasse treten dann auf als kleine, je nach den Artunterschieden der Myxomyceten schlanke oder dicke, spitze oder stumpfe Hervorragungen zunächst der hyalinen Hautschicht allein, die durch langsamen Eintritt weiterer Substanz der Hautschicht allmälig an Ausdehnung gewinnen. Sehr häufig erfolgt eine Rückbildung solcher Protuberanzen der Hautschicht, und zwar auf den verschiedensten Stufen ihrer Ausbildung. Ihre Substanz tritt in die Hautschicht der grossen Masse des Plasmodium wieder ein, und diese erhält an der Stelle der eingezogenen Sprossung den früheren glatten Umriss zurück. Die Hervorragungen[2]) sind schlank, am Ende zugerundet, bei minder beweglichen Plasmodien von Didymium und Physarum, minder schlank, aber spitzer und oft verzweigt bei Aethalium, kurz kegelförmig bei Stemonitis. In die weiter wachsenden Ausstülpungen der hyalinen Hautsubstanz tritt sehr allmälig auch



Fig. 6.

1) Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma, Lpz. 1864. p. 84.

2) Nach Analogie mit den in ähnlicher Weise sich bildenden, als Fangarme functionirenden Protuberanzen der protoplasmatischen Körpersubstanz von Rhizopoden sind sie von mehreren Seiten Pseudopodien genannt worden. Die Anwendung dieses Ausdrucks auf pflanzliches Protoplasma scheint mir nicht angemessen.

Fig. 6. Umrisse eines Plasmodium von Didymium Serpula, welches in der reissend schnellen Bildung neuer Auszweigungen begriffen war, bei 10facher Vergrosserung. Die stärkern Umrisse geben die Gestalt des Plasmodium bei Beginn der Beobachtung an. Der Ast *a b* wurde binnen 8, der Ast *c e* in der Strecke von *c* bis *d* in 30, in der Strecke von *d* bis *e* in weiteren 25 Secunden gebildet.

die körnige Innenmasse ein. Das Wachsthum der neuen Sprossungen ist um so langsamer, je zäher und dicker die Hautschicht ist. Ich maass z. B. die Zunahme in der bevorzugtesten Richtung an einem kurz zuvor aus den Sclerotium hervorgegangenen Plasmodium von Didymium Serpula mit allseitiger ziemlich mächtiger aber wenig zäher Hautschicht

	in 5 Min.	= 2 Mm.	= 0,4	Mm. per Minute
bei Physarum spec.	in 17 »	= 5 »	= 0,29	» » »
» Stemonitis fusca	in 60 »	= 9 »	= 0,15	» » »

Es besteht keine unmittelbare Beziehung zwischen der Gestalt- und Ortsveränderung des ganzen Plasmodium, und der Intensität der Strömungen veränderlicher Richtung seiner körnigen Innenmasse. Die äussere Form eines Plasmodium kann nahezu starr werden, während im Innern noch Hin- und Herströmungen erfolgen, mit nicht minderer Geschwindigkeit und in noch breiterer Strombahn, als in dem reich verzweigten, rasch die Form ändernden Plasmodium der nämlichen Art. Ich sah diese Erscheinung aufs Deutlichste in kugeligen Massen, zu denen sich das Protoplasma eines sehr beweglichen Plasmodium von Physarum spec. nach einigen Tagen geballt hatte. Während der äusserst energischen Vor- und Rückströmungen bandförmiger, unter der Hautschicht der kugeligen Massen gelegener Streifen der inneren Substanz änderte sich der kreisförmige Umriss der Ballen nicht im Mindesten. Später gingen diese Massen in Sclerotien, zellige eingekapselte Ruhezustände über.

Wie bei der Anlegung neuer Sprossungen von Plasmodien mit deutlicher Hautschicht es die Substanz der Hautschicht ist, welche vorerst allein die über die bisherige Aussenfläche tretende Hervorragung bildet, so fliesst auch bei Wiedereinziehung bisher bestandener Auszweigungen eines Plasmodium die körnige Innensubstanz früher in die Hauptmasse des Plasmodium zurück, als die Substanz der Hautschicht. Der Vorgang verlauft gemeinhin in der Art, dass die Hautschicht während des Uebertritts der von ihr eingeschlossenen körnigen Substanz in andere Theile des Plasmodium sich zusammenzieht, ihre Fläche verringernd, ihre Dicke stetig vermehrend. Endlich fliesst aus dem immer mehr und mehr sich verkürzenden Aste die körnige Innenmasse völlig ab. Es bleibt eine kurze, keulige Protuberanz aus Hautschichtsubstanz allein übrig, die sehr langsam dann in die Hautschicht des Hauptkörpers wieder eintritt (Figur 7 u. 8).

Bei besonders starker Ausbildung zeigt die Hautschicht öfters eine feinere Structur. Häufig tritt eine radiale, auf den Flächen senkrechte Streifung hervor, wenn das Mikroskop auf den optischen Durchschnitt derselben eingestellt wird: eine Streifung, die auf der Nebeneinanderlagerung stärker und schwächer lichtbrechender, dichterer und minder dichter, weniger und mehr Wasser haltender zur Fläche der Membran vertical gestellter Theilchen beruht. Seltener ist eine Zusammensetzung aus der Fläche der Hautschicht parallelen, abwechselnd stärker und schwächer lichtbrechenden Lamellen zu erkennen, doch kommt sie bisweilen neben jener radialen Streifung (Fig. 8) oder auch ohne dieselbe vor. Am Deutlichsten sah ich diese Verhältnisse an im Einziehen begriffenen dünnen Aesten von Plasmodien des Aethalium septicum[1].

[1] Aehnliche Erscheinungen beobachtete de Bary an im Einziehen begriffenen Plasmodienästen von Didymium Serpula und von Aethalium (die Mycetozoen, p. 46. Tf. 2, Fig. 16).

Die Bewegungen und die eigenthümliche Gestaltung des Protoplasma, der Myxomyceten wird durch eine Anzahl äusserer Einwirkungen aufgehoben; —



Fig. 8.



Fig. 7.

vorübergehend aufgehoben, dafern der störende Eingriff nicht allzu energisch war, insofern er ein bestimmtes Maass nicht überschritt. Erschütterung, Druck und Stoss, elektrische Schläge, plötzlicher und beträchtlicher Wechsel der Temperatur, rasche und bedeutende Aenderung der Concentration der die Plasmodien umgebenden wässerigen Flüssigkeit bewirken in gleichartiger Weise eine Umgestaltung des Plasmodium, die im Allgemeinen als eine Annäherung des Protoplasma im Ganzen oder von einzelnen Massen, in die es zerfällt, an die Kugelform sich darstellt. Die nach den bevorzugten Richtungen hin vorwiegend in die Länge entwickelten Massen aus geformtem Protoplasma werden kürzer und dicker, abgerundet, unter Umständen zur vollkommenen Kugelgestalt. Nach Aufhören einer solchen Einwirkung, die nicht so intensiv war, um die Organisation des Protoplasma völlig zu zerstören, tritt die eigenartige Gestaltung des Plasmodium wieder ein.

Fig. 7. Stuck eines Plasmodium von Aethalium septicum. Zwei schleifenbildende Stränge desselben wieder eingezogen. Die kornige Substanz fliesst nach beiden Endpunkten hin ab; die Mittelstucken beider Strange bestehen nur noch aus der Hautschicht.

Fig. 8. Optischer Durchschnitt eines im Einziehen begriffenen dünnen Astes eines grosseren Prothallium von Aethalium septicum, 200fach vgr. Die von der kornigen Innenmasse fast entleerte Hautschicht (welche spaterhin in die Hauptmasse des Plasmodium überfloss) zeigt radiale Streifung und Schichtung parallel der Flache. An der Hautschicht der angränzenden Hauptmasse eine Anzahl kleinerer, nur aus Substanz der Hautschicht bestehender Protuberanzen des Plasmodium.

Die Einwirkung von Erschütterung, Druck und Stoss lässt sich am Besten an den zähe flüssigen Plasmodien von Stemonitis fusca und oblonga veranschaulichen, der vergleichungsweisen Unempfindlichkeit derselben halber. Hebt man das, in seinen Umrissen einem gedrungen gewachsenen Sphaerococcus ähnliche Plasmodium etwa 16 bis 20 Stunden von der Bildung der Fruchtkörper von seiner Unterlage (feuchten Sägespähnen) mittelst eines Spatels ab, und legt man dasselbe unsanft auf eine, von einer Wasserschicht bedeckte Glas- oder Porzellanplatte, so fliesst die zierlich verästelte zähe Masse sofort zu einem rundlichen, an der Berührungsfläche mit der Unterlage stark abgeplatteten Ballen zusammen. Schon nach einigen Minuten treten aus der Oberfläche dieser formlosen Masse halbkugelige Hervorragungen hervor, die ziemlich rasch an Länge zunehmen, Seitenzweige entwickeln, so dass binnen etwa einer Stunde die vielverzweigt-dendritische Form des Plasmodium sich wieder herstellt. — Minder zäheflüssige Plasmodien, wie die von Aethalium und Didymium, ertragen selten die gewaltsame Uebertragung von einer Unterlage auf die andere, ohne alle Bewegungs- und Entwickelungsfähigkeit dauernd einzubüssen. Wenn das Verfahren gelingt, sind die Erscheinungen ähnliche: Abrundung des Plasmodium zu einem der Kreisform sich nähernden flachen Tropfen, aus welchem neue dendritisch verzweigte bandförmige Massen hervorsprossen.

Wird auf verzweigte, in lebhafter Gestaltveränderung und Strömung begriffene Plasmodien von Aethalium septicum oder Physarum spec. ein dünnes, leichtes Deckglas aufgelegt, nachdem durch Anbringung geeigneter Unterlagen neben dem Plasmodium Vorkehrung getroffen ist, dass dieses nur eine geringe Quetschung erleidet, so stehen die strömenden Bewegungen sofort still. Die band- und kuchenförmigen Massen werden nach Eintritt des Druckes nicht nur breiter, sondern auch kürzer. An den bandförmigen treten seitlich kugelige Auftreibungen hervor. Alle Extremitäten des Plasmodium runden sich ab, unter beträchtlicher Zunahme der Dicke der Hautschicht. Nach kurzer Zeit (nach 2 bis 5 Minuten) aber beginnt das Plasmodium zwischen den beiden Glasplatten aufs Neue Sprossungen zu entwickeln, Strömungen in seiner Substanz und Ortsveränderungen zu zeigen.

In ähnlicher Weise wirken elektrische Entladungen, welche durch bewegliche Plasmodien, oder durch Theile derselben gehen. Im Stamme eines Plasmodium von Didymium Serpula, das zwischen den auf etwa $\frac{1}{3}$ Mm. genäherten Rändern zweier, auf den Objectträger befestigten Platinplatten sich entwickelt hat, wird bei Durchleitung der Oeffnungsschläge eines Inductionsapparats die Stromungsbewegung zu plötzlichem Stillstande gebracht; dann strebt das Protoplasma des Stranges zur Annahme der Kugelform, indem es theils zu einer rundlichen Masse sich ballt, theils in die, von den elektrischen Schlägen nicht getroffenen Theile des Plasmodium überfliesst. Ebenso erfolgt bei Durchleitung der Wechselströme des Inductionsapparats durch ganze Plasmodien desselben Myxomyces, die zwischen auf Glasplatten angebrachten Elektroden sich entwickelt hatten, Unterbrechung der strömenden Bewegungen, dann Abrundung der Umrisse des Plasmodium, Annäherung derselben an die Kreisform. Nach Aufhören des Durchganges der Ströme tritt in beiden Fällen die normale Gestaltung und Bewegung des Plasmodium wieder ein, dafern die Schläge nicht zu kräftig waren.[1])

Werden Plasmodien von Didymium Serpula aus der Zimmertemperatur in einem auf + 30° C. erwärmten feuchten Raum gebracht und 5 Minuten darin gelassen, so ist die Bewegung erloschen, die Stromfäden haben sich in klumpige Massen mit vielen Hervorragungen

1) Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma, Lpz. 1864, p. 75 ff. — Derselbe Autor berichtet folgenden merkwürdigen Versuch: ein Stück des Darmes eines Wasserkäfers wurde mit einem Brei aus Wasser und dem zu groben Pulver zerriebenen zelligen Ruhezustande des Didymium Serpula gefüllt, dann beiderseits unterbunden und in eine Wasserschicht im feuchten Raume auf eine Glasplatte quer über die darauf angebrachten Elektroden gelegt. Nach 24 Stunden war der Darm bedeutend praller gefüllt. Als Kühne nun »die Ströme des Inductionsapparats auf ihn einwirken liess, contrahirte er sich gerade wie eine colossale Muskelfaser, so dass sein eines Ende von den Elektroden herunterglitt.« Nach Dehnung des Darms durch Ziehen an den Enden verkürzte er sich, bei Einwirkung stärkerer Ströme, noch 2 Mal um etwa $\frac{1}{3}$ seiner Länge. (A. a. O., p. 81).

verwandelt, die peripherischen flachen Ausbreitungen sind ganz verschwunden. Etwa eine Stunde nach der Wiederabkühlung beginnen die Bewegungen aufs Neue, und das Plasmodium nimmt sein gewohntes Aussehen wieder an. Erwärmung auf + 35° C. vernichtet die Organisation dieser Plasmodien. Die von Aethalium septicum dagegen ertragen eine längere Erwärmung auf + 39° C. [1]). Stillstand aller Bewegung und Abrundung der Form erfolgt bei Plasmodien von Aethalium septicum nach einstündigem Aufenthalte in einem mit Eis umgebenen engen Raume. Bei allmäliger Erwärmung trat im grösseren Theile des Plasmodium (ein Theil der kugeligen Auftreibungen schnürte sich ab und ging zu Grunde) die normale Beweglichkeit wieder ein [2]).

Concentrirte Lösungen von Zucker, Glycerin, 5procentige Lösung von Kalisalpeter oder Kochsalz bringen die Plasmodien zur Abrundung und Zusammenziehung in keulige oder (indem die dünneren Aeste durchreissen) kugelige Massen mit hyalinen Säumen. Bei längerer Einwirkung concentrirter Lösungen bedeckt sich der hyaline Saum mit stacheligen, dicht stehenden Fortsätzen [3]). Die Erscheinung ist analog denjenigen, welche bei künstlicher Contraction protoplasmatischen Zelleninhalts im längeren Haften bestimmter Stellen der Peripherie an der Innenwand der Zelle sich zeigen, nur dass bei den Stacheln der Plasmodien die am weitesten vorragenden Stellen der Aussenfläche diejenigen grösster, die am tiefsten eingesenkten diejenigen geringster Dehnbarkeit sind. — Aussüssen der Präparate mit Wasser bringt in den contrahirten Plasmodien den Wiedereintritt der Bewegungserscheinungen hervor. Zusatz sehr verdünnter Lösungen von Zucker, von nicht mehr als 0,1 pCt. Kochsalz, phosphorsaurem Natron oder schwefelsaurem Natron [4]), ganz besonders aber Zusatz einfach kohlensauren Kalis und Natrons [5]) machen die Plasmodien dünnflüssiger, wasserreicher. Sie vermehren die Imbibitionsfähigkeit des Protoplasma und verwischen bestehende Unterschiede zwischen Hautschicht und innerer körnerreicher Substanz. Die Wirkung ist örtlich: es kommt vor, dass sie nur einen Theil eines Plasmodium trifft. »Bringt man mit der Nadel ein mikroskopisch kleines Stückchen einfach kohlensauren Kalis auf ein von wenig Wasser umspültes Zweigende, so schwillt dieses beträchtlich an, sobald das Salz in dem Wasser zu zerfliessen beginnt: neue Prominenzen und Zweiganfänge schiessen aus seinem Umfange hervor, wie an einem normal vegetirenden und rapid anschwellenden Ende, und von dem Augenblicke an, wo die Schwellung beginnt, strömt die Körnchenmasse mit grosser Geschwindigkeit nach dem schwellenden Theile hin. Gingen vor dem Versuche ein oder mehrere Ströme von dem Zweigende weg, so kehren dieselben plötzlich um sobald die Einwirkung des Reagens anfängt. Die beschriebene Erscheinung dauert oft ziemlich lange an.« Wenn sich das Kalisalz im Wasser vertheilt hat und auch an anderen Punkten Quellungen entstehen, wird das ganze Plasmodium getödtet [6]).

Auch plötzliche Verringerung der Concentration der ein bewegliches Plasmodium umspülenden Flüssigkeit beeinträchtigt die Bewegungen. Als ich ein Plasmodium von Didymium Serpula, welches in 1 pCt. Kalisalpeterlösung während einiger Stunden besonders lebhafte Ortsveränderungen und Strömungen in der Substanz gezeigt hatte, mit destillirtem Wasser auswusch, standen die Bewegungen plötzlich still und die Umrisse rundeten sich ab. Nach 12 Minuten begannen Bewegungen wieder aufzutreten; nach einer halben Stunde hatte das Plasmodium seine normale Beschaffenheit zurück erlangt.

1) Kühne a. a. O. p. 87.
2) Kühne a. a. O. p. 88.
3) Kühne a. a. O. p. 81; K. sah diese Veränderung regelmässig bei Behandlung der Plasmodien von Didymium Serpula mit 1 pCt. Lösung von Rhodankalium; bei Behandlung der Plasmodien mit Zucker- oder Kochsalzlösung tritt sie nur stellenweise ein.
4) Kühne, Unters. üb. d. Protopl. p. 84.
5) de Bary, die Mycetozoen p. 49.
6) de Bary, die Mycetozoen p. 50.

Eine besondere Klasse von Bewegungen frei in Wasser ragender Protoplasmastränge stellen die Schwingungen der Wimpern dar, durch welche die mit dem Vermögen spontaner Ortsveränderung begabten Fortpflanzungszellen (Schwärmsporen) vieler Algen und Pilze, sowie die Spermatozoiden der Characeen, der Muscineen und der Gefässkryptogamen bewegt werden. Diese Wimpern sind fadenförmige Fortsetzungen der peripherischen Schicht einer Protoplasmamasse, welche entweder nackt, ohne besondere Hülle ist, so bei den Spermatozoiden und bei den Schwärmsporen der grossen Mehrzahl der Algen und Pilze unmittelbar nach dem Ausschlupfen aus den Mutterzellen; — oder die von einer starren Zellhaut umgeben wird, welche jeder schwingenden Wimper durch ein enges Loch den Austritt ins Wasser gestattet, so bei den Volvocinen und bei einigen Fadenalgen gegen das Ende der Schwärmzeit. Das eigenthümliche der Bewegungen der schwingenden Wimpern besteht darin, dass sehr kleine, aber höchst energische, in äusserst kurzer Frist sich wieder ausgleichende und in bestimmter Richtung rhythmisch fortschreitende Ortsveränderungen kleiner (ausserhalb den Grenzen des mikroskopischen Sehens liegender) Theile des Protoplasma der fadenförmigen Stränge stattfinden. Als nächstes Ergebniss dieser Ortsveränderungen tritt die relative Verkürzung einer Kante der Wimper ein. Da die Stellen dieser Verkürzungen in schraubenliniger Ordnung einander folgen, so beschreibt die Wimper eine Schraubenlinie, die um die Aussenfläche eines mit der Spitze auf der Anheftungsstelle der Wimper gestellten Kegels gewunden ist; je nach specifischen Unterschieden von dem Bruchtheile eines Umganges, einer ganzen Windung, oder von mehreren Umläufen. Nachdem die Wimper sich vollständig zur Schraubenlinie eingekrümmt hat, streckt sie sich in der Art wieder gerade, dass der Radius der Schraubenwindungen zunächst sehr verringert, die Steilheit der Windungen sehr vermehrt wird. Erst wenn die Wimper fast völlig geradlinig erscheint, und nur noch um die eigene Achse gedreht ist, wird auch diese Torsion ausgeglichen[1]). Es leuchtet ein, dass vermöge dieses Verhaltens die Bewegungen der Wimper nach einer Richtung hin peitschend auf das umgebende Wasser wirken.

Zahl und Anordnung der Wimpern ist bei verschiedenen Formen sehr verschieden. Die Schwärmsporen der Vaucherien sind auf der ganzen Aussenfläche ihres eyförmigen Körpers mit einem Ueberzuge dicht gedrängter kurzer Wimpern bedeckt[2]). Wo nur ein Theil der Spore Wimpern trägt, ist der wimpertragende Theil stets der bei der Bewegung vorausgehende Punkt. Dieser Theil ist daneben durch die lichtere Färbung, oft durch Farblosigkeit gekennzeichnet; eine Erscheinung, die auch an den Schwärmsporen von Vaucheria in dem geringeren Chorophyllgehalte des vorausgehenden Endes hervortritt. Ein Kranz aus zahlreichen, langen Wimpern umgiebt das lichte Vorderende der Schwärmspore von Oedogonium. Vier schwingende Wimpern stehen am Vorderende der Schwärmsporen von Draparnaldia, Ulothrix, Chaetophora; zwei solcher Wimpern an dem der Volvocinen, von Cladophora, Saprolegnia; zwei

1) Die im Texte gegebene Darstellung der Wimperbewegungen beruht auf Beobachtungen, die ich an schwingenden Cilien von Samenfäden der Chara hispida machte, deren Körper beim Austritt aus der Mutterzelle in den Riss derselben sich eingeklemmt hatte. Die Streckung der Wimpern durch Aufrichtung der Schraubenumgänge nach jeder Einrollung ist sehr leicht zu constatiren. Die Ausgleichung der Torsion nach der Streckung schliesse ich aus vereinzelten Fällen beobachteter Drehung überhängender Spitzen im Uebrigen völlig wieder gestreckter Cilien.

2) Unger, Pflanze im Momente der Thierwerdung. Wien 1843, p. 33.

Digitized by Google

etwas rückwärts vom Ende angeheftete, von denen die eine längere nach vorn, die andere kürzere nach hinten gerichtet ist, stehen an den Schwärmsporen der Fucoideen[1]) und von Achlya[2]). Eine einzige schwingende Cilie tragen die Schwärmer der Myxomyceten[3]) und die von Euglena[4]). Es ist versucht worden, die Schwingungen der Wimpern als eine secundäre Erscheinung zu deuten, welche eine blosse Folge der auf einer anderen, unbekannten nächsten Ursache beruhenden Ortsveränderung im Wasser der Sporen und Spermatozoïden sei[5]). Hiergegen spricht schon die Vorwärtsrichtung der schwingenden Wimpern der meisten Schwärmsporen während der Fortbewegung. Wären die sehr biegsamen Stränge dabei passiv, so müssten sie nachgeschleppt werden. Noch entschiedener aber der Umstand, dass die Wimpern ihre Schwingungen fortsetzen, wenn der Körper der Schwärmspore oder das Spermatozoid durch Einklemmung oder Festkleben bewegungslos geworden ist, ein von mir unter den verschiedensten Modificationen häufig gesehener Fall. Völlig entscheidend aber ist folgende Beobachtung. Es ist bekannt, dass die Schwärmspore von Vaucheria bei der Durchzwängung durch die enge Mündung ihrer Mutterzelle nicht selten durchreisst, so dass ein Theil ihrer Substanz im Inneren der Mutterzelle zurückbleibt; beide Theilhälften runden sich dann zu bewegungs- und keimungsfähigen Sporen ab[6]). Ich beobachtete im Frühjahre 1864 wiederholt, dass im letzten Momente des Austritts der Schwärmsporen von Vaucheria sessilis (= clavata) nur ein kleiner Theil der farblosen peripherischen wimperntragenden Schicht ihres Hinterendes abgeknippen wurde. Diese kleine Parthie farblosen Protoplasmas gestaltete sich sofort zu einer im ganzen Umfange mit schwingenden Wimpern besetzten Kugel, die im Wasser sich frei bewegte, und zwar mit einer Schnelligkeit, welche die der grossen grünen Spore um ein sehr bedeutendes mehr als das Zwanzigfache, übertraf. Sie trug im Verhältniss zu ihrer Masse ungleich mehr Wimpern, als eine normale chlorophyllhaltige Spore. In einem ähnlichen Verhältnisse war die Raschheit ihrer Bewegungen gewachsen.

Die schraubenlinigen Bewegungen der Wimpern, welche die Bewegungen vermitteln, bedingen, dass das Fortrücken der Schwärmsporen und der Spermatozoiden im Wasser mit fortwährender Drehung um die Längsachse (den grössten Durchmesser des Körpers) begleitet ist. Hier kommen dreierlei Fälle vor[7]). Die Drehungsachse fällt zusammen mit der Richtung der Bewegung, das Vorrücken ist geradlinig, so z. B. bei Vaucheria, Chlamydococcus. Oder die Rotationsachse ist gegen die Bahn der Bewegung geneigt und zwar entweder so, dass das hintere Ende der Spore oder des Spermatozoids die Bahn der Bewegung geradlinig einhält, während das vordere Ende eine Schraubenlinie beschreibt, deren Achse mit der Bewegungsbahn zusammenfällt. So z. B. bei Aethalium, Stemonitis, Lycogala, Euglena, Stigeoclonium, den Spermatozoiden der Characeen und Moose und wohl in der Mehrzahl der Fälle. Oder endlich die Rotationsachse ist ebenfalls gegen die Bahn der Bewegung geneigt, wird aber von dieser in ihrer hinteren Hälfte geschnitten, so dass das Vorderende eine weitere, das Hinterende eine engere Schraubenlinie um die Bahn der Bewegung beschreibt, so bei den Schwärmsporen von Oedogonium. Die Richtung der Drehung der Schwärmsporen und Spermatozoiden ist für viele Arten beständig, für andere veränderlich. Constant rechts[8]) drehen die

---

1) Thuret, Ann. sc. nat. Bot. 3 Sér., 14, p. 214; 16, p. 5.

2) de Bary, Bot. Zeit. 1852. p. 491.

3) de Bary in Siebold und Kölliker, Zeitschrift für wiss. Zoologie, 10, 1860, p. 155.

4) Euglena stimmt bei ihrer s. g. Encystirung so vollkommen mit den Vegetationserscheinungen einzelliger Algen, insbesondere der Palmellaceen überein und sie unterscheidet sich während ihres Schwärmzustandes so unwesentlich — nur durch die besonders energischen Gestaltänderungen ihres Körpers — von den Schwärmsporen unzweifelhafter Algen oder Pilze, z. B. von Stigeoclonium oder Aethalium, dass ich kein Bedenken trage, sie für eine Bürgerin des Gewächsreiches anzusprechen.

5) Nägeli, einzellige Algen, Zürich 1849, p. 21.

6) Unger, Pflanze im Momente der Thierwerdung, p. 26; Thuret, Ann. sc. nat. Bot. 2 Sér. 19, 1843, p. 269. 7) Nägeli, Beitr. z. Bot. 2, 97.

8) Rechts und links brauche ich in dem Sinne, dass der Beobachter sich in die Längsachse des Objects hineindenkt.

Digitized by Google

Schwärmsporen von Vaucheria[1]), Ulothrix speciosa. Stigeoclonium insigne, Tetraspora lubrica[2]); constant links drehen die Schwärmsporen von Chlamydococcus, Oedogonium. Die darauf untersuchten mehrzelligen Volvocinen zeigen keine Beständigkeit der Drehung; sie drehen bald rechts, bald links, so Stephanosphaera[3]), Gonium und Pandorina[4]). Auch die Spermatozoiden von Farrnkräutern und Equiseten zeigten mir unbeständige, vorwaltend links umläufige Drehung. Sowohl die einzeln schwärmenden, als die zu Familien vereinigt sich bewegenden Schwärmsporen zeigen nicht selten dann eine rückläufige Bewegung, wenn sie während des Vorrückens an irgend ein Hinderniss stossen. Diese Rückwärtsbewegung ist stets nur von kurzer Dauer, sie endet mit einem momentanen Stillstand, nach welchem die normale Vorwärtsbewegung wieder eintritt. Auch die Rückwärtsbewegung ist von Drehungen der Schwärmspore oder der Schwärmsporenfamilie um die Achse begleitet. Diese Drehungen sind stets in ihrer Richtung den bei der Vorwärtsbewegung stattfindenden entgegengesetzt. Es ist wahrscheinlich, dass die mechanische Erschütterung, welche die bei der Vorwärtsbewegung vorausgehenden locomotorischen Wimpern durch das Anprallen an ein Hinderniss erfahren, eine vorübergehende Aenderung ihrer molekularen Structur erleiden, in deren Folge die relative Verkürzung oder Verlängerung bestimmter Stellen ihrer Kanten eine kurze Zeit lang in umgekehrter Reiheufolge vor sich geht. Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung und der Drehung um die eigene Achse stehen bei den Schwärmsporen in keinem genau bestimmbaren Verhältniss zu einander. Die Schwärmspore einer und derselben Art legt während einer Drehung um die Achse den einfachen bis vierfachen Weg zurück[5]). Die absolute Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung ist bei Schwärmsporen oder Spermatozoiden der nämlichen Art unter gleichen Verhältnissen nicht unbeträchtlich verschieden; hält sich aber für dieselbe Art innerhalb nicht allzuweiter Gränzen. Die schnellste der von mir gemessenen Bewegungen ist die der Schwärmer von Aethalium septicum. 0,7 bis 0,9 Mm. per Secunde. Die von Lycogala epidendron durchlaufen in 1 Sec. 0,33 Mm. Die Schwärmsporen von Tetraspora lubrica rücken per Secunde 0,166 bis 0,083 Mm. vor[6]); die von Oedogonium vesicatum 0,2 bis 0,15 Mm.; die von Vaucheria 0,14 bis 0,1 Mm. Die Familien von Botryocystis Morum 0,07 Mm., die von Gonium pectorale 0,046 Mm. per Secunde. Aus diesen Beispielen ist ersichtlich, dass die Schnelligkeit der Bewegung in keinem constanten Verhaltniss zu der Anzahl der bewegenden Wimpern steht. Die an der ganzen Oberfläche mit schwingenden Wimpern besetzten Schwärmsporen von Vaucheria bewegen sich fünfmal langsamer, als die von Aethalium, welche nur eine einzige Wimper am Vorderende tragen.

Manche Schwärmsporen lassen deutlich Formenänderungen auch des Körpers erkennen, Beugungen, welche auf relativer Verkürzung einer Seite und relativer Verlängerung der entgegengesetzten Seite beruhen, und Verkürzungen des Längsdurchmessers des Körpers unter entsprechender Zunahme seiner Dicke, bedingt durch Verschiebungen der Körpersubstanz. Beide Erscheinungen treten bei den Schwärmern der Myxomyceten regelmässig gegen das Ende der Schwärmzeit ein. Sie werden begleitet von der Bildung mehr oder weniger zahlreicher hernienartiger Ausstülpungen der Hautschicht, welche wieder eingezogen, und an anderen Stellen der Körperoberfläche neu gebildet werden, so dass die Gestaltveränderungen der zur Ruhe gelangenden Schwärmer denen von Amoeben vollkommen ähnlich werden[7]. Diese Gestaltveränderungen der Schwärmer bilden den Uebergang zu denen der Plasmodien, welche aus dem Verschmelzen zahlreicher Schwärmer der Myxomyceten entstehen[8]. — Beugungen der Schwärm-

1) A. Braun, Verjüngung. p. 227.
2) Nägeli, Beitr. 2. p. 97.
3) Cohn in Siebold und Kölliker. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 4. p. 83.
4) Nägeli a. a. O.
5) Nägeli a. a. O. p. 102.
6) Nägeli a. a. O. p. 102
7) de Bary in Siebold und Kölliker. Zeitschr. f. wiss. Zool. 10. p. 157.
8) Cienkowski in Pringsheim's Jahrbüchern. 3. p. 421

sporen zeigen sich häufig an denen von Chaetophora und Stigeoclonium, wenn diese, in der Oeffnung der Mutterzelle eingeklemmt, sich loszuringen streben[1]). Die Verkürzung des dicker werdenden Körpers und die Wiederstreckung zur Spindelgestalt zeigen in anschaulichster Weise die Schwärmer von Euglena viridis und sanguinea während der Verlangsamung der fortschreitenden Bewegung, welche der Bildung einer festen Zellhaut um die zur Kugel sich rundende Schwärmspore vorangeht. Den Schwärmsporen, welche ein ellipsoïdische oder spindelförmige Gestalt besitzen, kommt sehr allgemein eine einmalige Aenderung der Gestalt, Annäherung an die Kugelform in dem Momente zu, in welchem sie in den Ruhezustand übergehen; sehr auffällig z. B. bei Vaucheria, Stephanosphaera, minderhervortretend bei Oedogonium, Draparnaldia.

Die Bewegung der Schwärmspore wird durch Erhöhung der Temperatur bis zu einem bestimmten Grade beschleunigt, durch Erniedrigung der Temperatur verlangsamt[2]). Die Einwirkung des Lichtes ist keine unerlässliche Bedingung der Bewegungen der Schwärmsporen. Diese gehen auch im Finstern vor sich. Dagegen wirkt das Licht bestimmend auf die Richtung der Bewegung vieler, vielleicht aller Schwärmsporen. Und zwar finden hier dieselben Gegensätze statt, wie in dem Verhalten der Zweige, Blätter und Wurzeln complicirter gebauter Pflanzen zum Lichte. Wie bei diesen die meisten Theile gegen die Seite der stärksten Lichteinwirkung sich concav, viele aber gegen dieselbe sich convex krümmen, so giebt es auch Schwärmsporen, welche sich gegen die einfallenden Lichtstrahlen hin bewegen, andere, welche vor denselben fliehen und endlich auch solche, welche sowohl die sehr intensive Beleuchtung, als auch die Dunkelheit meiden und an halbdunkeln Stellen sich ansammeln. Die nächste Ursache dieses verschiedenartigen Verhaltens wird in einer verschiedenartigen Einwirkung des Lichtes einer gegebenen Intensität auf die bestrahlte Seite der schwingenden Wimpern zu suchen sein. Zu den Schwärmsporen, welche nach der Lichtquelle hin sich bewegen, gehören die von Cladaphora glomerata[3]), Tetraspora lubrica[4]), Vaucheria sessilis, Oedogonium gemelliparum und wohl alle Arten dieser Gattung. Solche Sporen sammeln sich in einem Glasgefässe an der Seite stärkster Beleuchtung; in einem Gefässe mit undurchsichtigen Wänden an dem der Lichtquelle zugekehrten Rande, dafern dieser Rand die Wasserfläche nicht allzusehr überragt. Ein mässiger Schattenstreifen, den der niedrige Rand des Gefässes auf die Wasseroberfläche wirft, wird von den Schwärmsporen unter dem einmal empfangenen Impulse durcheilt und sie sammeln sich von der Anziehung der festen Wand festgehalten, innerhalb desselben. Ist der Schattenstreif aber breit, so meiden ihn die Sporen. Eine drei Fuss lange Glasröhre wurde mit Wasser gefüllt, welches von schwärmenden Sporen der Tetraspora lubrica gleichmässig grün gefärbt war. Sie wurde mit Ausnahme des unteren Endes ganz mit schwarzem Papier umwickelt und senkrecht aufgestellt, so dass nur ihr Grund beleuchtet war und nur von hier aus Lichtstrahlen in den übrigen Raum drangen. Nach einigen Stunden befanden sich alle Sporen in dem unteren Ende, und zwar herumschwärmend; das Wasser oberhalb war farblos. Nun wurde das untere Ende, umwickelt, und das obere freigelassen. Die Schwärmsporen stiegen alsdann empor und sammelten sich an der Oberfläche des Wassers an[5]). — Die Schwärmsporen von Ulothrix speciosa dagegen fliehen das Licht. Sie sammeln sich in jeder Wassermasse an der der Quelle intensivsten Lichtes abgewendeten Seite. Ein Objectträger mit einem unbedeckten Wassertropfen, in welchem sich viele Schwärmsporen befanden, wurde unter das Mikroskop gebracht. Alle sammelten sich bald an dem vom Fenster abgewendeten Rande an. Der Objectträger wurde umgedreht, so dass die Sporen an dem zum Fenster hingekehrten Rande des Tropfens sich befanden. Sie gingen darauf alle wieder nach dem entgegengesetzten Rande. Man konnte unter dem Mikroskope beobachten, wie die Sporen in ziemlich paralleler Richtung vom Fenster hin-

1) Thuret Ann. sc. nat. 3 Sér., 14, p. 224; Nägeli, pflanzenphys. Unters. 1, Zürich 1855, p. 38.
2) Nägeli, Beitr. 2, p. 102.
3) Treviranus verm. Schriften, 2, p. 84.
4) Nägeli, Beitr. 2, p. 102. — 5) Nägeli a. a. O. p. 104.

Digitized by Google

wegeilten. Der Versuch wurde noch einige Male wiederholt, und immer mit dem nämlichen Erfolge[1]). Die schwärmenden Familien von Stephanosphaera suchen das Licht von einer bestimmten, mittleren Intensität. Eine flache Porzellanschale mit Wasser, das mit Stephanosphaera und Chlamydococcus pluvialis erfüllt war, wurde ans Fenster gestellt. An der zum Fenster gewendeten Seite sammelte sich die Stephanosphaera im Schatten des überragenden Randes zu einem grünen Saume, am entgegengesetzten Rande des Gefässes sammelten sich die Schwärmzellen von Chlamydococcus. Jetzt wurde die Porzellanschale an der dem Fenster zugewendeten Seite durch Auflegung eines schmalen Brettchens beschattet. Binnen ein paar Stunden entfernten sich alle Stephanosphaeren von dem dunkeln Rande und ordneten sich zu einem quer durch das Wasser gehenden schmalen grünen Streifen, welcher genau der Grenze zwischen Kernschatten und Halbschatten des Brettchens entsprach. Wurde darauf das Brettchen so gelegt, dass dasselbe von vorn nach hinten den einfallenden Lichtstrahlen parallel einen Theil des Gefässes bedeckte, so sammelten sich die Stephanosphaeren zu beiden Seiten des Kernschattens des Brettchens als grüne Streifen. Wiederholung des Versuchs lieferte stets das gleiche Resultat[2]). Noch andere Schwärmsporen ordnen sich im Wasser zu eigenthümlich gestalteten Gruppen. Ueber die Bedingung dieser Anordnung ist zur Zeit noch nichts bekannt. Ein von zahlreichen Schwärmsporen, welche muthmasslich einer Art von Tachygonium angehörten, grün gefärbtes Wasser, klärte sich in einem Teller binnen kurzer Zeit, indem die grüne Masse sich nach dem zum Fenster gewendeten Rande hinzog und hier zu einer etwa bis zum dritten Theile des Tellerdurchmessers nach dessen Mitte hereinreichenden Fläche sich sammelte. Hier bildete sich eine breite grüne Zone von etwa $\frac{1}{3}$ des Tellerdurchmessers, welche nach den Seiten sich allmälig verschmälerte. Dem Tellerrande unmittelbar angränzend drängten sich die Schwärmsporen zu einem im Maximum 4 Mm. breiten intensiv grünen Streifen zusammen. Der übrige Theil der grünen Zone war getupft von kreisrunden Flecken, von denen jeder im Centrum intensiv grün war, und nach der Peripherie hin allmälig heller wurde. Diese Tupfen waren in der Nähe des Randstreifens kleiner und gedrängter, nach der Mitte des Tellers hin grösser und lockerer. Bei jeder kleinen Bewegung des Wassers verschwand diese Anordnung und die Zone wurde homogen grün. Nach 2 bis 3 Minuten Ruhe stellte sich indess die frühere Anordnung wieder her. Die Untersuchung mit der Loupe zeigte, dass jeder der Tupfen aus lebhaft bewegten Schwärmzellen bestand, die nach dem Centrum hin enger zusammengedrängt waren. Jeder Tupfen hatte verkehrt kegelförmige Gestalt, und reichte mit der Spitze bis auf den Boden des Gefässes. Am folgenden Morgen nach starker Abkühlung während der Nacht sammelten sich die Schwärmzellen wieder zu einer solchen Zone mit intensiv grünem Randstreifen, von dem aber in der Mitte ein intensiv grüner, in spitzen Winkeln baumartig verzweigter gegen den Mittelpunkt des Tellers hinreichte. Ausserdem gingen rechts und links neben dieser baumartigen Verzweigung noch kurze unverzweigte Streifen in der Richtung der Radien von dem Randstreifen ab. Diese Anordnung veränderte sich während des ganzen Tages unaufhörlich, ohne jedoch den baumartigen Charakter zu verlieren. Man konnte verfolgen, wie einzelne Zweige und Aeste sich verkürzten und zuletzt ganz verschwanden, die anderen aber an der Spitze sich verlängerten. Auch diese grünen Streifen waren nicht blos oberflächlich. Sie reichten mehr oder weniger tief in das Wasser hinab; von stärkeren Aesten gingen vollständige senkrechte Wände und von den Knoten der schwächeren Verzweigungen senkrechte Stränge bis auf den Grund. Schwärmzellen von Tetraspora lubrica zeigten ähnliche Erscheinungen im Wasser, in welchem sie in besonders grosser Menge vorhanden waren[3]).

Der Bau der Spermatozoiden der höheren Kryptogamen ist ziemlich abweichend von dem der Schwärmsporen. Ihre Bildung erfolgt dadurch, dass der gesammte protoplasmatische Inhalt der kleinen Mutterzelle sich zu einem schraubenlinig gewundenen faden- oder bandförmigen Korper umwandelt, dessen bei der später eintretenden Bewegung voransgehendes Ende zwei

1) Nägeli a. a. O. p. 105.
2) Cohn in Siebold und Kölliker, Zeitschr. für wiss. Zool. 4, p. 111.
3) Nägeli, Beitr. 2, p. 106.

Digitized by Google

oder mehrere Wimpern trägt. Das hintere wimperlose Ende ist dicker, breiter und sichtlich von minder dichter Beschaffenheit, als das vordere bewimperte. Die Substanz der Spermatozoiden ist farblos und von einer Weichheit, welche an den Hinterenden häufig bis zur Klebrigkeit geht. Bei den Equiseten und Farrnkräutern beschreibt der Körper des Spermatozoids mit dem Vorderende zwei bis drei engere und mit dem Hinterende eine halbe offnere Schraubenwindung, (meist links umläufige). Die engeren Windungen des Vorderendes tragen zahlreiche, ziemlich lange Wimpern [1]). Das wimperlose Hinterende ist bei den Spermatozoiden der Equiseten an der Innenkante seiner Schraubenwindung deutlich zu einem häutigen flossenähnlichen Anhängsel verbreitert, welches während der Vorwärtsbewegung in schneller Undulation sich befindet [2]). Bei den Spermatozoiden der Farrnkräuter findet muthmasslich dasselbe Verhältniss statt [3]). Die Spermatozoiden der Rhizocarpeen und die von Isoëtes unterscheiden sich von den eben genannten durch minder bandartig platte Form des Vorderendes, weit geringere Zahl der an den vorderen Windungen befestigten Wimpern und durch die Dünne des fadenförmigen Hinterendes. So die von Isoëtes [4]), von Salvinia und Pilularia [5]). Die Spermatozoiden aller Muscineen sind von schlanker, cylindrischer, während der Bewegung in einer bis zwei lockere Schraubengänge gewundener Gestalt. Nicht selten sind ihre Körper in der Mitte bauchig angeschwollen [6]). Auch bei ihnen ist das Hinterende von minder dichter und fester Beschaffenheit, als der übrige Körper. Unmittelbar hinter dem Vorderende tragen sie an der äusseren Kante desselben zwei in steilen Schraubenlinien schwingende Wimpern, deren Länge die des Körpers erreicht oder übertrifft.[7]) Denen der Moose ganz ähnlich sind die Spermatozoiden der Characeen gebaut, nur sind ihre Windungen zahlreicher und enger, vier bei Nitella, sechs bei Chara [8]). Alle diese Samenfäden erhalten während der Bewegung den Körper nicht in völliger Starrheit. Die Windungen werden bald enger, bald weiter: doch bleiben diese Schwankungen innerhalb enger Grenzen, selbst dann, wenn das klebrige Hinterende des Spermatozoids an irgend einem fremden Gegenstande, zu einem Faden sich ausziehend, haften bleibt und die Bewegungen des Vorderendes vergeblich sich bemühen, dasselbe loszureissen. Kommen die Spermatozoiden zur Ruhe oder werden sie durch Eintrocknung oder durch Gifte, wie z. B. Iod gelödtet, so werden die Windungen des Körpers minder steil; sie nähern sich bei Farrn und Equiseten oft bis zur Berührung. Die Bewegung vorwärts erfolgt bei Allen unter rascher, meist links gewendeter Drehung um die Achse. Das Vorderende beschreibt dabei eine Schraubenlinie, deren Achse mit der Richtung der Bewegung zusammenfällt, während das Hinterende in dieser Achse geradlinig fortschreitet.

Wärme begünstigt, Abkühlung verlangsamt die Bewegung. Das Fortrücken von Spermatozoiden von Pteris serrulata wird durch Erhöhung der Temperatur von + 15° C. auf + 25° C. um etwa das Doppelte beschleunigt, durch Abkühlung von + 17,5° C. auf + 3° C. (indem ich einen Objectträger mit einem Wassertropfen, der von Spermatozoiden wimmelte, im Spätherbste vor das Fenster legte) äusserst verlangsamt. — Beleuchtung ist kein Erforderniss der Bewegung. Nach dreiviertelstündigem Verweilen in Bewegung begriffener Spermatozoiden von Pteris im Dunkeln bemerkte ich keine Verlangsamung.

Die Dauer der Bewegung der Spermatozoiden ist eng begrenzt. In keinem beobachteten

1) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 3. Sér. 11, p. 5 und 16, p. 31.

2) Hofmeister in Abh. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 4, p. 169.

3) Sonderbarer Weise wird die Existenz der Flosse von Schacht (Spermatoz. im Pflanzenreich, Brschw. 1864. 18), bestritten obwohl er sie ganz richtig abbildet (a. a. O. Tf. 3, f. 16—18). Der Umstand, dass auch in ihrer Substanz Vacuolen, und zwar besonders leicht, sich bilden, ist doch kein Beweis gegen ihre Existenz. Die Undulationen der Verbreiterung während langsamerer Bewegung des Spermatozoids sind sehr deutlich.

4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 130.

5) Derselbe a. a. O. 5, p. 666.

6) Schleiden, Grundz. 2 Aufl. Bd. 2. Tf. 1. fg. 1; Roze in Bullet. sc. bot. de France, 11, Tf. 2.

7) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 3. Sér. 16, p. 29.

8) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 2. Sér. 14, p. 65; 3. Sér. 16, Tf. 9.

Digitized by Google

Fall überstieg sie drei Stunden. Wenn Spermatozoiden von Pteris serrulata und von Pellia längere Zeit unter dem Deckglase gelassen werden, so sammeln sich die beweglichen auffällig an den Rändern des Wassertropfens, was darauf hinzudeuten scheint, dass sie zu ihrer Thätigkeit der Sauerstoffaufnahme bedürfen.

Die als Spermatozoiden fungirenden Schwärmzellen vieler Algen stimmen im Baue und grossentheils auch im Chlorophyllgehalt mit zur Keimung bestimmten Schwärmsporen nahezu überein. Bei den meisten zeigen nur die schwingenden Wimpern Bewegungen; der Körper erscheint starr. Eine interessante Ausnahme machen die des Volvox globator, die mit ihrem stark verjüngten Vorderende Bewegungen ausführen, noch energischer, als die der Euglena viridis. »Diese Zellen sind stäbchenförmig mit schwach verdicktem Hinterende, welches blassgelb ist und einige körnige Bildungen enthält, während die vordere Hälfte einen langen dünnen schwanenhalsförmig gebogenen Schnabel darstellt. Dieser Schnabel ist von überraschender Contractilität, er dreht sich, streckt sich, zieht sich ein, rollt sich auf und macht schlangenförmige Bewegungen. An seinem Grunde entspringen zwei lange dünne, sehr lebhaft sich bewegende Wimpern.«[1])

Das in relativ starre Zellhäute eingeschlossene Protoplasma complicirter gebauter Pflanzen zeigt vielfältig Bewegungserscheinungen, welche denen des freien Protoplasma der Myxomyceten im Wesentlichen gleichartig sind. Bewegungen des Protoplasma sind nur in solchen Zellen beobachtet, welche ausser dem Protoplasma auch wässerigere Flüssigkeit enthalten; gegen welche das Protoplasma scharf abgegränzt ist: Vacuolen oder (in seltenen Fällen) wässerige Flüssigkeit in dem erweiterten Hohlraume der Zellmembran ausserhalb der nicht gleichmässig mit dieser an Umfang gewachsenen Masse des protoplasmatischen Inhalts. In allen beobachteten Fällen bleibt eine dünne, peripherische Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts an den Bewegungen entweder völlig unbetheiligt, oder die Ortsveränderungen ihrer Theile sind um Vieles geringer und langsamer, als die der von ihr umschlossenen Parthieen des Protoplasma.

Den Bewegungserscheinungen des in Zellen enthaltenen Protoplasma ist es gemeinsam, dass sie in jeder Zelle für sich selbstständig vor sich gehen. Die Trennung einer unverletzt bleibenden Zelle mit beweglichem Protoplasma aus dem Zusammenhange mit den Nachbarzellen hebt die Bewegungen ihres eigenen Protoplasma eben so wenig auf, als die Vernichtung der Protoplasmabewegung in Nachbarzellen durch Verletzung oder Tödtung derselben.[2])

Die Bewegungserscheinungen zeigen die nächsten Uebereinstimmungen mit denen der Plasmodien der Myxomyceten in dem weitest verbreiteten Falle, wo in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle, innerhalb bandförmiger, in den Raum der Vacuole hinein leistenartig vorspringender, unter einander netzartig verbundener Anhäufungen des Protoplasma, häufig auch in vom Wandbeleg aus quer durch die Vacuole strahlenden Strängen aus Protoplasma, beide von veränderlicher Gestalt und Richtung, fliessende Bewegungen auftreten, deren Richtung eine unbeständige, wechselnde ist. In einem und demselben Strange aus Protoplasma werden vielfach zwei gleichzeitig einander entgegengesetzt laufende Stromrichtungen bemerkt; in den dickeren sehr häufig; bisweilen auch in den dünnsten. Am anschaulichsten finden sich derartige Bewegungen in grosszelli-

1) Cohn in Ann. sc. nat. Bot. 4 Ser. 5, p. 329.
2) Fontana in Rozier Observ. s. la physique, 7, 1776, p. 285; Corti ebendas., 8, p. 240.

Digitized by Google

gen Haargebilden der oberirdischen Theile von Landpflanzen. Sie kommen sehr verbreitet auch in Zellen parenchymatischer Gewebe vor. Und nahezu allerwärts wird, auf einem gegebenen Entwickelungszustand der Zellen, eine Anordnung des Protoplasma zu dickeren Streifen des Wandbelegs, oft auch zu durch den inneren Zellraum gehenden Strängen beobachtet, welche mit der des deutlich beweglichen Protoplasma übereinstimmt, wenn auch in jenen Streifen und Strängen eine strömende Bewegung nicht erkannt werden kann; — sei es der Gleichartigkeit der Lichtbrechung aller Theile des Protoplasma, sei es des störenden Einflusses der Präparation zur mikroskopischen Beobachtung auf die Lebensthätigkeit der zu untersuchenden Pflanzentheile halber.

Derartige Anordnung des Protoplasma, und strömende Bewegungen in den Streifen und Strängen desselben treten nicht früher ein, als bis das Volumen des von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Innenraumes der Zelle dasjenige des Protoplasma derselben erheblich übertrifft. So lange die Vacuole in der jungen Zelle noch nicht vorhanden, oder so lange ihr Durchmesser nicht um ein Vielfaches den des Wandbeleges aus Protoplasma übertrifft, wird das Protoplasma stets in Ruhe gefunden.

Die nach verschiedenen Richtungen gehenden Strömungen in einem netzartig geordneten System von Streifen und Strängen aus Protoplasma wurden durch R. Brown an den Staubfadenhaaren der Tradescantia virginica entdeckt.[1]) Sie ist leicht erkennbar in grosszelligen Haaren z. B. den Brennhaaren der Nesseln, den Gliederzellen der grossen Haare von Cucurbita, Ecballium, Solanum tuberosum, des Griffels von Campanula; in dickeren Pilzfäden (z. B. denen der grösseren Saprolegnien[2]), des Pilobolus[3]), in den Zellen von Algen aus den Familien der Conjugaten und Diatomeen[4]) in den unschwer sich vereinzelnden Zellen des Fleisches der meisten saftigen Früchte (z. B. Symphoricarpos racemosa[5]), in jüngeren Pollenkörnern (z. B. von Oeno-

1) Transact. Linn. Soc. 16, 1833, p. 712. Anm.

2) S. Meyen, Pflanzenphysiol. III, T. X. fg. 18. — 3) S. Cohn in N. A. A. C. L. N. C. 23, 1, T. 51 fg. 7, 8.

4) Z. B. Spirogyra, s. Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 2. Tf. 1. fg. 7; Closterium, Denticella, Coscinodiscus (s. Max Schultze in Müllers Archiv 1858. Tf. 13. fg. 11—13). — Die verschiedenen Angaben über die Bewegungserscheinungen im Protoplasma der Closterien stehen in vielfachem, aber mehr im Ausdruck als in den Thatsachen begründetem Widerspruche. Meyen, der Entdecker (Wiegmanns Archiv 3, 1837, 1, p. 432) erkannte die entgegengesetzten Richtungen der dicht neben und unter einander laufenden, zahlreichen, schmalen Ströme. Lobarzewski (Linnaea 14, 1840, p. 280) bestreitet die »regelmässige Bewegung kleiner ungefärbter Molecule« und giebt dagegen die Strömung einer »klaren, sulzigen, dicken Masse« an. Es ist selbstverständlich, dass er deren Strömung nur an der Fortbewegung der ihr eingebetteten »ungefärbten Molecule« anderen Lichtbrechungsvermögens erkannt haben kann. Dagegen hat L. die Umkehrung der Richtung in der nämlichen Strombahn beobachtet (l. c. 281). Focke's Angabe (physiol. Studien, 1. Bremen 1847, p. 54) die Innenfläche der Zellhaut von Cl. Lunula sei von schwingenden Wimpern ausgekleidet, beruht einfach auf einem Missverständniss des mikroskopischen Bildes der in Bewegungen begriffenen Protoplasmaschicht. Nägeli's Annahme einer bei Closterium vorkommenden eigenthümlichen »Glitschbewegung« (pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 49; Beitr. z. Bot. 2, p. 85) beruht auf der Wahrnehmung des Hin- und Hergleitens von Körnchen an der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbeleges. De Bary (Unters. üb. die Conjugaten, Lpzg. 1858, p. 39) erklärt diese Erscheinung vollständig aus dem periodischen Wechsel der Stromrichtung bandförmiger Streifen der Protoplasma. Ueber das wirkliche Fliessen, über die dauernde Ortsveränderung bedeutender Mengen des Protoplasma lässt die unschwer zu constatirende Thatsache keinen Zweifel, dass bei Eintritt der Rückströmung nicht selten Parthieen des Protoplasma, welche durch Einschlüsse leicht festzuhaltender Form kenntlich sind, in eine andere Strömungsbahn eintreten, als die bisherige war.

5) S. Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 1, p. 296.

thera[1]), in den Zellen des Vorkeims mancher Phanerogamen[2]), in Zellen des jungen Endosperms von Pyrola und Monotropa[3]), im Parenchym sehr saftreicher Monokotyledonen (z. B. des Blüthenschafts und der Stauhfäden von Tradescantia[4]). — Anderwärts, beispielsweise in den Zellen der Prothallien von Farrnkräutern und Equisetaceen, im Blattparenchym der Laubbäume ist die Anordnung des Protoplasma zu einem Netzwerk aus Strängen kenntlich; die Stränge erscheinen aber homogen, glasartig; in strömender Bewegung begriffene Partikel sind in ihnen nicht unterscheidbar. In vielen Fällen endlich zeigt das körnige Protoplasma von Zellen innerer Gewebe der Pflanzen aufs Deutlichste die Anordnung zu einem Netzwerke aus Streifen und Strängen, lässt aber die Bewegung vermissen: so im unbefruchteten Embryosaecke vieler Phanerogamen[5]), in jungen Endospermzellen, in den Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis[6]). Die Bewegungslosigkeit ist mit grosser Wahrscheinlichkeit dem störenden Einflusse des Wassers beizumessen, in welches die Objecte behufs der Präparation gebracht werden müssen.

Die grösste Aehnlichkeit, nicht nur der strömenden Bewegungen innerhalb der Stränge des Netzwerks aus beweglichem Protoplasma, sondern auch der Gestaltung und der Formveränderungen dieses Netzwerks selbst, findet sich da wo sowohl dickere bandähnliche Streifen eines Wandbeleges aus Protoplasma, als auch die centrale Vacuole durchziehende Protoplasmastränge in Bewegung begriffen sind. Als Prototyp dieses Verhältnisses können die Zellen der Staubfadenhaare vieler Commelyneen, insbesondere der Tradescantia virginica und noch mehr der Tr. procumbens, bezeichnet werden. In der Jugend enthalten diese Zellen der Tr. virginica, bei cylindrischer Form, einen relativ dicken, reichlich Amylumkörner enthaltenden Wandbeleg aus bewegungslosem Protoplasma: in diesem eine sphäroidische, von farbloser Flüssigkeit erfüllte Vacuole. Die Zellen schwellen später bauchig an; die Flüssigkeit der Vacuole erhält blaue Färbung. Jetzt beginnen strömende Bewegungen innerhalb bandförmiger Anhäufungen des protoplasmatischen Wandbeleges. Bald darauf entwickeln sich von diesem aus, in den Raum der Vacuole hinein sprossend, Stränge aus Protoplasma, die durch den Raum der Vacuole reichend der Ursprungsstelle gegenüber mit dem Protoplasma des Wandbelegs sich vereinigen. Wo diese Stränge aus irgend grösseren Massen von Protoplasma bestehen, da sind sie bandförmig; der eine ihrer Querdurchmesser ist weitaus der grössere. Diese Stränge, sowie die bandförmigen Anhäufungen des Protoplasma des Wandbeleges, sind in der Regel verästelt; in verschiedenartiger Richtung, doch in der Mehrzahl der Fälle dem grössten Durchmesser der Zelle parallel oder nur wenig von ihm divergirend; und in steter langsamer Aenderung von Gestalt und Richtung begriffen. Vorhandene Protoplasmastränge werden an irgend einer Stelle dünner, reissen durch, die Stücken werden in den Wandbeleg oder in andere Stränge eingezogen. Es treten neue Stränge aus dem Wandbelege, oder neue Zweige von Strängen aus schon vorhandenen hervor. Schwach divergirende Gabelungen eines Stranges verschmelzen auf weite Strecken, indem in ihnen die Masse des Protoplasma beträchtlich sich anhäuft. Zwei stark convergirende oder parallele Stränge gleicher oder entgegengesetzter Stromrichtung nähern sich mehr und mehr, und verschmelzen endlich zu einem einzigen. Die grösste Anhäufung des beweglichen Protoplasma befindet sich in der Regel, doch keinesweges immer in der Umgebung des dem Wandbelege eingelagerten Kernes der Zelle (§. 13). In den breiteren Strängen und Streifen aus Protoplasma werden sehr häufig zwei, einander entgegengesetzte Richtungen der fliessenden Bewegung unterschieden.[7]) Bisweilen erscheint eine mittlere Strömung von zwei parallelen, ihr entgegengesetzten Randströmungen eingefasst. In einzelnen Fällen kommen zwei entgegengesetzte Stromrichtungen auch an äusserst dünnen, kaum messbar dicken Protoplasmasträngen vor.[8]) Das strömende Protoplasma erscheint auch bei

---

1) S. Nägeli zur Entw. d. Pollens, Zürich 1842, T. II. f. 44, 42.

2) Z. B. Funkia coerulea, s. Hofmeister, Entst. d. Embryo, Lpzg. 1849. T. 7 f. 23.

3) Hofmeister a. a. O. Tf. 12, f. 11. — 4) S. Meyen, Pflanzenphys. 2, T. 8 f. 1, 9. — 5) Hofmeister, Entst. d. Embryo. Tf. 2 ff. — 6) v. Mohl in Linnaea, 13, 1839, p. 284. — 7) Unger, Anat. Physiol. d. Pfl., Pesth, 1855, p. 280. — 8) M. Schultze in Müller's Archiv 1858, p. 336.

Anwendung der stärksten Vergrösserungen fast homogen, kaum grumos. Seine Bewegung wird nur erkannt an der Ortsveränderung der ihm eingelagerten grösseren und kleineren, sichtlich passiv fortbewegten Körper, unter denen in der Jugend Amylumkörner zahlreich vorkommen. Zur Blüthezeit sind diese nicht mehr vorhanden. Massigere derartige Körper rücken langsamer, kleinere rascher vor, ungefähr im umgekehrten Verhältnisse ihrer Massen. Bei der Fortbewegung grösserer, eckiger Körper erkennt man oft, dass ein Theil derselben aus der Oberfläche des Stranges aus strömendem Protoplasma in die Flüssigkeit der Vacuole hinein ragt. Begegnen sich solche grössere Körper in den entgegengesetzt gerichteten Strombahnen eines und desselben Protoplasmabandes, so geschieht es nicht selten, dass sie an einander stossend sich gegenseitig wirbelnde Bewegungen ertheilen. Kleine Körnchen werden unter solchen Umständen von den grösseren, entgegengesetzt laufenden bisweilen in den Gegenstrom herüber gerissen.



Fig. 9.

Zu der Zeit des ersten Auftretens der Strömungsbewegungen im protoplasmatischen Wandbeleg der jungen Haarzelle liegen die zahlreichen und relativ grossen Amylumkörnchen

Fig. 9. Optischer Durchschnitt einer Zelle eines mit Zuckerlösung behandelten Staubfadenhaares von Tradescantia virginica. Der protoplasmatische Wandbeleg hat sich stellenweise von der Zellhaut zurückgezogen. In den Protoplasmasträngen, welche die grosse Vacuole durchziehen, besteht Strömung. Ihre Richtung in einem gegebenen Zeitpunkte ist durch Pfeile angedeutet. In dem sehr dünnen Protoplasmastrange oben rechts rücken die Körnchen an der rechten Seite aufwärts, an der linken abwärts.

der Zelle diesem Wandbeleg der Art eingebettet, dass ein Theil ihrer Masse bis in die peripherische, an den rascher strömenden Bewegungen des Protoplasma unbetheiligte Schicht desselben reicht. Sie werden nur zeitweilig von dem sie umspülenden Strome in Bewegung gesetzt, eine Strecke weit fortgeschleppt, und gelangen dann wieder zur Ruhe. Alles Erscheinungen, welche ebenso wie das Verschmelzen vorher getrennt gewesener Stränge für die Abwesenheit membranöser Hüllen der in Bewegung begriffenen Protoplasmamassen beweisend sind.

Die Richtung der Bewegung bleibt in keiner Strombahn dauernd dieselbe. Sie setzt nach einiger Zeit in die entgegengesetzte um. Aber wie bei Tradescantia die Gestaltänderungen des Netzwerks aus Strängen strömenden Protoplasmas langsamer sind, als bei den Myxomyceten, so sind auch die Perioden um Vieles länger, in denen die Stromrichtung wechselt. Sie bleibt in derselben Bahn 10 bis 15 Minuten constant, verlangsamt sich dann sehr plötzlich, stockt während einer veränderlichen, zwischen wenigen Secunden und mehreren Minuten schwankenden Frist, um dann in die entgegengesetzte überzugehen. Die neue Stromrichtung tritt langsam ein, wird aber sehr rasch beschleunigt. Auch bei Tradescantia ist es vollkommen deutlich, dass die neue Bewegung nach rückwärts sich fortpflanzt: es werden fortschreitend Theile des momentan zur Ruhe gelangten Protoplasma in die Strömung hineingezogen, welche dem Zielpunkte derselben successiv ferner liegen.

Die Anordnung des in Bewegung begriffenen Protoplasma in den Haaren der Vegetationsorgane von Cucurbita Pepo und Echalium agreste folgt im Allgemeinen einem mit dem der Tradescantia übereinstimmenden Typus, nur dass in den Haaren des Kürbis die strömenden Streifen des Wandbelegs aus Protoplasma, sowie die den Innenraum der Zelle durchziehenden dickeren Stränge aus Protoplasma meist um Vieles breiter, entschiedener bandförmig sind: bisweilen so breit, dass polyedrische, mit der Inhaltsflüssigkeit der Vacuole gefüllte Räume nahezu allseitig von ihnen eingeschlossen werden. Der Zellraum ist durchsetzt von einem oft sehr complicirten Netzwerk in rascher Gestaltveränderung begriffener, nicht selten in beinahe rechten Winkeln zusammengefügter Protoplasmabänder, die während der Verschiebung ihrer Lagen und während der Veränderung ihrer Längen auch den Breitedurchmesser ändern: bisweilen zu cylindrischen Fäden sich zusammenziehend, bisweilen zu einer, fast bis an die seitlich nächsten Protoplasmabänder reichenden Platte sich verbreiternd. In der Längsachse der Zelle verlauft in der Regel ein besonders massiger, zahlreiche Aeste abgebender, platter Strang von Protoplasma, welcher den Zellenkern einschliesst. Innerhalb eines und desselben schmäleren Bandes oder der nämlichen Platte aus Protoplasma folgt die Strömung meistens während eines gegebenen Zeitabschnittes nur einer und derselben Richtung; in breiteren Protoplasmaplatten bestehen gewöhnlich Strömungen sehr verschiedener Richtung. Die Perioden der Umkehrung der Stromrichtung sind veränderlicher, als bei Tradescantia, sie schwanken zwischen 7 und 20 Minuten; die Aenderung der Anordnung und Gestalt der Protoplasmabänder um Vieles lebhafter, so dass häufig eine vollständige Verschiebung des Protoplasmanetzes eingetreten ist, bevor in einer gegebenen Platte desselben die Stromrichtung umkehrt. Die Stromgeschwindigkeit erreicht nicht völlig die Intensität derjenigen von Tradescantia (beobachtetes Maximum 0,137 M. M. in der Minute). Die dem protoplasmatischen Wandbelege der Zellen zahlreich eingelagerten Chlorophyllkörner werden öfters von der Strömung eine Strecke weit mit fortgeführt, um zeitweilig wieder zur Ruhe zu gelangen. In Folge hiervon finden sich häufig Chlorophyllkörper in und an den inneren Protoplasmabändern haftend. Bei der Fortbewegung solcher Chlorophyllkörper erkennt man mit besonderer Deutlichkeit, dass sie mit einem Theile ihrer Masse aus der Aussenfläche des Protoplasma hervorragen.

In den Zellen der grösseren Cladophoren[1]) und einiger Oedogonien findet sich die Anordnung eines Theiles des Protoplasma zu einem Maschenwerk Chlorophyllkörper einschliessender Protoplasmaplatten, die vom protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle ausgehend, den Zellraum in zahlreiche polyedrische Fächer theilen. Die Anordnung dieser Platten ist langsamen Veränderungen unterworfen. An kleineren, denselben eingelagerten Körnchen habe

1) Mitscherlich in Monatsb. Berliner Akad. 1849, Novbr.

Digitized by Google

ich sehr langsame, in kurzen (etwa 30 Secunden dauernden) Fristen rückläufig werdende Bewegungen beobachtet (so bei Cladoph. fracta).

In den zahlreichsten Fällen sind die Stränge und Bänder in Bewegung begriffenen Protoplasmas sämmtlich dem protoplasmatischen Wandbelege der Zelle angeschmiegt. Sie ragen leistenartig, nur wenig in den Raum der Vacuole vor. So z. B. für gewöhnlich in den Brennhaaren von Urtica (doch enthalten diese bisweilen auch axile Stränge strömenden Protoplasmas), in den Haaren des Griffels der Arten von Campanula, in Pilzfäden, in den Zellen junger Vorkeime und Embryonen von Funkia coerulea. Wo die Zelle nach einer Richtung hin vorzugsweise ausgedehnt ist, da ist die grosse Mehrzahl der Ströme dem grössten Durchmesser der Zelle parallel oder in spitzen Winkeln gegen ihn geneigt, und häufig — so bei besonders langgestreckten Zellen — ist die Strömung in der einen Längshälfte der Zelle gegen das eine, in der anderen gegen das andere Ende der Zelle gerichtet. So z. B. in dem sehr langgestreckt spindelförmigen Pollen der Zostera marina.[1]) Es lassen sich zwei an der Wand der Pollenzelle angeschmiegte Hauptströme des Protoplasma unterscheiden; ein auf- und ein absteigender. »Die sich bewegende Masse spaltet sich hier und da in mehrere, bald sich wieder vereinigende Arme, zwischen denen inselartige Räume ruhender, durchsichtigerer Flüssigkeit bleiben.«[2]) Ein ähnliches Verhalten zeigt das strömende Protoplasma in jungen (noch nicht zur Schwärmsporenbildung sich anschickenden) Fäden von Saprolegnia und Achlya, in jüngern Fadenzellen von Mucor Mucedo und andern Fadenpilzen; sowie bei sehr geringer Breite und langgezogener Form der von den Verästelungen eines jeden der Hauptströme eingeschlossenen Räume, die (von Amici aufgefundene) Strömung des Protoplasma in den Zellen der Narbenpapillen und im Pollenschlauche vieler Pflanzen. »Der Kreislauf einer Flüssigkeit im Pollenschlauche zeigt sich bei einer grossen Zahl von Pflanzen, z. B. der Bohne, Wicke, Hibiscus Trionum, Gladiolus communis; — besonders leicht zu beobachten und besonders lebhaft ist der Kreislauf bei Yucca und bei Hibiscus syriacus. Das bequemste Verfahren bei der Beobachtung ist folgendes. Man schneide aus der bei Sonnenschein eine Stunde zuvor bestäubten Narbe von Yucca eine nicht zu dünne Lamelle, lege diese (ohne Wasser zuzufügen) zwischen zwei Glasplatten, bringe sie unter das Mikroskop und unterwerfe sie vorsichtiger Quetschung, bis sie hinreichend durchsichtig ist, um die Pollenschläuche erkennen zu lassen. Die Mehrzahl derselben wird durch die Quetschung desorganisirt, aber nicht sämmtliche. Vorzüglich die dem Rande des Schnittes nächsten zeigen mehrere Stunden lang den Kreislauf. Bei Hibiscus syriacus genügt es, die ganze Narbe zwischen zwei Glasplatten zu bringen und leicht zu quetschen. Die an den Rändern des Präparats gelegenen Pollenkörner zeigen dann häufig den Narbenpapillen entlang gewachsene Pollenschläuche, in deren einigen man den Kreislauf bemerken wird; — bisweilen in zweien oder dreien Pollenschläuchen die aus demselben Pollenkorn hervorgehen.«[3]) Ob die von Max Schultze erwähnte (Müller's Archiv 1858, p. 334) Strömung der Wand entlang verlaufender paralleler Protoplasmastränge in den cylindrischen, an beiden Enden zugespitzten Zellen der Arten von Rhizobrleina (Diatomaceе) gleichfalls hieher gehört, ist noch zu untersuchen; der Entdecker giebt nicht an, ob die Strömung, welche nicht selten auch die blass ockergelben Phytochromkörper mit fortführt, von constanter oder wechselnder Richtung ist.

Das letzterwähnte Vorkommen bildet den Uebergang von dem Fliessen des Protoplasmas in Strömen von veränderlicher Form und Richtung zu dem in gleichbleibender, in sich selbst zurücklaufender Bahn und nach stetig derselben, durch die Gestaltung der Pflanze fest bestimmten Richtung, einer Richtung, die stets

1) Entdeckt von Fritzsche (üb. d. Pollen, Abdr. aus der Mém. de l'acad. d. S. Petersb., 1837, 56), welcher die Erscheinung nicht völlig zutreffend mit der Protoplasmaströmung in den Wurzelhaaren von Chara vergleicht.

2) Hofmeister in Bot. Zeit. 1852, 127; Tf. III. f. 15.

3) Amici in Ann. sc. nat. Bot. 1. Série, 21, 1830, p. 329.

dem grössten Durchmesser der Zelle gleichsinnig, bei Vorwiegen keiner der drei Dimensionen der Zelle dem Längenwachsthum des Pflanzentheils gleichsinnig ist, welchem die Zelle angehört. Auch diese Form der Protoplasmaströmung kommt vor in den zwei Modificationen, einestheils des Laufes der Protoplasmaströme frei durch den Zellraum (so bei der einen, aufsteigenden Richtung des Stromes in den Endospermzellen von Ceratophyllum), und anderntheils der Angeschmiegtheit des strömenden Protoplasmas an eine dünne, die Zellhaut auskleidende relativ ruhende Protoplasmaschicht (so bei den Characeen, den Hydrocharideen und einigen anderen Wasserpflanzen).

Schon die ersten zwei oder drei Zellen des Endosperms von Ceratophyllum demersum füllen den Embryosack, mit Ausnahme des von dem jungen, wenigzelligen Embryo eingenommenen Raumes, völlig aus, ohne dass jedoch ihre Aussenwände mit der Innenfläche des Embryosacks fest verwachsen. Die zusammenhängende Masse der Endospermzellen lässt sich jetzt, wie auch auf allen späteren Entwickelungszuständen, mit Leichtigkeit unverletzt aus dem Embryosacke herausnehmen. Bis zu der Zeit, da das Endosperm durch wiederholte Theilung seiner dem Embryo nächsten Zellen, die Vollzahl seiner Zellen erreicht hat, bildet das Protoplasma in sämmtlichen Zellen, auch das bewegliche in den grossen, sich nicht mehr theilenden, dem Chalazaende des Sackes nächsten, einige wenige, schwach verzweigte, von einer um den verschiedenartig gelegenen Zellenkern gesammelten Anhäufung ausstrahlende, dem dünnen Wandbeleg aus ruhendem Protoplasma angeschmiegte, anastomosirende Bänder. Dieses Verhältniss erhält sich in der Gruppe kleinerer, parenchymatisch vereinigter Zellen, welche den jungen Embryo zunächst umgiebt. In den wenigen grösseren, zu einer einfachen Reihe geordneten Zellen dagegen, welche die Hauptmasse des Endosperms ausmachen, ordnet sich das strömende Protoplasma zu einer Anzahl paralleler oder nahezu paralleler Strömchen in der Achse der Zelle, welche später zu einem einzigen dicken Strange zusammentreten. Die Stromrichtung ist in diesen Protoplasmasträngen constant gegen das Chalazaende des Embryosackes (da das Eichen hängend und atrop ist, also aufwärts) gerichtet. An der Querwand angelangt, welche die Zelle von ihrer Nachbarzelle trennt, theilt sich der Protoplasmastrom in eine grosse Zahl feiner, paralleler, selten anastomosirender Strömchen, welche an der Innenwand der Zelle zurück (abwärts) laufen, und im Mittelpunkte der (unteren) Querwand der Zelle zum aufsteigenden axilen Strome wieder zusammentreten. Auf dem Scheitel des axilen Stranges, da wo derselbe in die an der Innenwand der Zelle abwärts gleitenden Ströme sich theilt, schwebt der Kern der Zelle.[1]

Die kreisende, in sich selbst zurücklaufende Strömung einer der Zellwand angeschmiegten Schicht aus Protoplasma zeigen am deutlichsten die Wurzelhaare der Hydrocharis morsus ranae: einfache (nicht durch Scheidewände getheilte) papillöse Ausstülpungen der Aussenwände der Epidermiszellen der Wurzel, von cylindrischer Form mit paraboloïdisch zugerundetem Ende; einem Querdurchmesser von bis zu 0,06 M. M., einer Länge von bis 10 M. M. In der Jugend enthält das Wurzelhaar innerhalb eines dicken, ruhenden Wandbelegs aus Protoplasma eine axile, längliche Vacuole. Hat die Länge des Haares etwa das fünffache des Querdurchmessers erreicht, so beginnt in dem protoplasmatischen Wandbeleg, mit Ausnahme der äussersten, der Zellhaut anliegenden Schicht und des die gewölbte Spitze des hier noch in die Länge wachsenden Wurzelhaares ausfüllenden Theiles desselben die kreisende Bewegung. In der einen Längshälfte der Zelle, und zwar stets in der der Wurzelspitze zugewendeten, strömt das stark lichtbrechende, zahlreiche grössere und kleinere feste Körper enthaltende, bewegliche Protoplasma gegen die Spitze des Haares. Da die Wurzelhaare schwach nach unten geneigt der senkrecht ins Wasser herabhängenden Wurzel ansitzen, somit in der unteren Längshälfte des Haares nach abwärts. In der entgegengesetzten oberen Hälfte der Zelle fliesst das Protoplasma nach aufwärts und gegen die Wurzel hin. Die in entgegengesetzter Richtung

[1] Schleiden in Linnaea 1837. p. 527.

Digitized by Google

laufenden Ströme gränzen unmittelbar an einander. Werden grössere, dem Protoplasma eingebettete, von der Strömung passiv mitgeführte Körper dem Rande der einen Strombahn soweit genähert, dass ein Theil ihrer Masse in die andere Strombahn hinein ragt, so werden derartige Körper in wirbelnde Bewegung versetzt. Der Kern der Zelle wird von dem beweglichen Protoplasma der Wand derselben entlang mit fortgeführt; meist in gleitender, seltener in rollender und dann erheblich verlangsamter Bewegung. Er wird ziemlich frühe verflüssigt. Die Strombahnen sind im jungen Wurzelhaare streng geradlinig, der Längsachse desselben genau parallel. Später, nach starkem Längenwachsthum der Zelle, erscheinen die unter sich parallel bleibenden Strombahnen gegen die Achse des Wurzelhaares mässig, in Winkeln von etwa 15°, geneigt, so dass eine jede in der Zelle mehrere, bis zu fünf, schraubenlinige Umgänge macht[1]). In der heranwachsenden Zelle vermindert sich mehr und mehr das Lichtbrechungsvermögen des strömenden Protoplasmas, wie sein Gehalt an körnigen Bildungen.[2]) Nicht selten werden einzelne Parthieen des Protoplasmas unbeweglich, und ballen sich zu rundlichen Massen. Sie werden dann, gleich dem Kern der jugendlichen Zellen, vom strömenden Protoplasma passiv mitfortgeführt; und zwar um so langsamer, je grösser ihre Masse ist. Ihr Fortrücken ist in der Regel gleitend: nur dann rollend wenn sie sehr weit in den Raum der Vacuole hinein ragen; und in diesem Falle sehr langsam. In den ausgewachsenen Haaren strömt auch die Schicht des beweglichen Protoplasma, welche die Endwölbung der Spitze des Haares auskleidet. Eine rotirende Strömung des Protoplasma, ganz übereinstimmend mit der eben beschriebenen, findet sich in den Wurzelhaaren der nahe verwandten Stratiotes aloïdes.[3]) In den gestreckten, chlorophyllhaltigen Zellen des inneren Gewebes der Blätter der Vallisneria spiralis[4]) ist ein dünner Wandbeleg aus Protoplasma in kreisender, derjenigen der Wurzelhaare der Hydrocharis ähnlichen Strömung begriffen, welche den Kern der Zelle, bisweilen auch sphäroïdische Massen ruhenden Protoplasmas, und sämmtliche Chlorophyllkörper in gleitender Bewegung mit sich führt. Zuweilen vereinigen sich Parthieen des passiv fortgeführten Protoplasmas mit einer Anzahl Chlorophyllkörperchen zu grösseren, sphäroïdischen Klumpen, die dann in langsamer, wälzender Bewegung vom Protoplasmastrome fortgeschleppt werden: nicht selten in den Ecken der Zelle längere Zeit hängen bleibend um die eigene Achse rotiren.[5]) Das Lichtbrechungsvermögen des strömenden Protoplasma unterscheidet sich nur wenig von dem der Inhaltsflüssigkeit des Mittelraumes der Zelle. Die Gränze beider ist unter gewöhnlichen Verhältnissen schwer zu erkennen; leichter wenn der gesammte Inhalt der Zelle durch Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen zum Rückzug von der Zellwandung gebracht worden ist (§ 10). Die Strombahn ist in der Regel dem Längsdurchmesser der Zelle parallel; selten schwach gegen ihn geneigt. In den Zellen der plattenförmigen Hauptmassen chlorophyllhaltigen Gewebes, welche den beiden Flächen des Blattes parallel sind, ist die Strömungsbahn zu diesen Flächen rechtwinklig; in den Zellen, welche die zur Blattfläche senkrechten Längsscheidewände der Luftlücken des Blattes darstellen, der Blattfläche parallel.[6])

Eine kreisende Bewegung des Wandbelegs aus Protoplasma, dessen Strömung die

1) Meyen, Pflanzenphysiol. II, p. 236.

2) Bei Anwendung unvollkommener Mikroskope wird dann die zusammenhängende Schicht rotirenden Protoplasmas leicht übersehen. Vergl. Meyen, l. c.: »in erwachsenen Zellen bestehen die rotirenden Massen aus äusserst kleinen Kügelchen und mehr oder weniger grossen und unregelmässig geformten wolkenartigen Schleimmassen, welche einzeln in dem wasserhellen Zelleninhalte umher schwimmen, während in den jungen Haaren alle diese Massen noch zusammenhängend waren.« Die modernen Objectivsysteme lassen auch in den ältesten, ausgewachsenen Wurzelhaaren das bewegliche Protoplasma als zusammenhängende, wenn auch sehr dünne, Schicht erkennen.

3) Meyen, anatom. physiol. Unters. üb. d. Inhalt d. Pflanzenzellen, Berlin 1828; und dessen Phytotomie, Berlin 1830, p. 183.

4) Meyen in Linnaea, 2, 1827, p. 636. — 5) Meyen, Phytotomie, p. 181. — 6) Meyen, Pflanzenphysiol. II, p. 231, 233.

Chlorophyllkörper und sonstige feste Gebilde des Zelleninhalts mit sich führt, findet sich ferner in den grünen Theilen der Najas minor[1]) und major[2]), Hydrocharis morsus ranae[3]), bei Stratiotes aloïdes[4]), bei Ceratophyllum demersum[5]), bei Potamogeton filiformis[6]) und andern Arten der Gattung, bei Zannichellia palustris[7]). In allen diesen Fällen ist sie langsamer, als die von Vallisneria. Die nämliche Erscheinung giebt Meyen[8]) für Wurzelhaare vieler Landpflanzen an, so namentlich für Impatiens Balsamina, Vicia Faba, Pharbitis hispida, Cucumis, Cucurbita, Ranunculus sceleratus, Marchantia polymorpha. Es ist mir nicht gelungen, diese Beobachtungen zu wiederholen; auch nicht an Landpflanzen, die nach Sachs' Methode in wässerigen Lösungen gezogen worden waren. Ebenso habe ich in den Zellen des Fruchtstiels von Jungermannieen stets vergebens nach der von Meyen[9]) angegebenen kreisenden Saftbewegung gesucht; auch in solchen Fällen, wo wie bei Jungermannia divaricata die höchst einfache Structur und die grosse Durchsichtigkeit des Fruchtstiels der Beobachtung die günstigsten Bedingungen bieten.

Die kreisende Strömung beweglichen Protoplasmas in den Zellen der Charen[10]) stimmt in Lauf und Anordnung überein mit derjenigen der Hydrochariden, von der sie sich indess durch grössere Dicke der der Zellhaut nächsten Schicht ruhenden Protoplasmas unterscheidet. Dieser ruhenden Schicht sind die Chlorophyllkörper eingelagert, die somit an der Bewegung sich nicht betheiligen. — Die Bewegung des Protoplasma wird in jugendlichen Zellen erst einige Zeit nach dem Auftreten der grossen, axilen Vacuole sichtbar, welche Vacuole in den gestreckteren Zellen in der Regel durch das Zusammentreten mehrerer kleiner, kugeliger Vacuolen gebildet wird. In der Internodialzelle des Stängels beginnt die Strömung, wenn die ursprünglich linsenförmige Zelle zu einem Cylinder von etwa fünfmal grösserem Längs- als Querdurchmesser heran gewachsen ist; in den Internodialzellen der Blätter berindeter Charen, wenn diese — ursprünglich ebenfalls linsenförmigen — Zellen Kugelgestalt erlangt haben. Die strömende Schicht ist bei Eintritt der Bewegung verhältnissmässig dick; ihre Bewegung langsam, ihre der Vacuolenflüssigkeit angränzende Fläche durch fortschreitende wellenförmige Erhebungen uneben. Die Strombahn ist der Achse der Zelle genau parallel, geradläufig. In den cylindrischen Zellen steigt sie an der einen Hälfte der Seitenfläche der Zelle empor, an der anderen herab; in den kugeligen ebenso, indem hier für ihre Richtung die Längsachse des Blattes maassgebend ist. Die auf- und die absteigende Hälfte der Strombahn sind durch eine dünne, auf der Innenwand der Zelle senkrechte Schicht des protoplasmatischen Wandbelegs (Indifferenzschicht) getrennt, die in kugeligen Zellen Kreisform hat. Der Kern der Zelle, welcher wenig später sich verflüssigt, wird von der Strömung im Kreise mit herum geführt. Erst nach Eintritt der Strömung beginnt die Bildung von Chlorophyllkörpern innerhalb der peripherischsten, ruhenden Schicht des protoplasmatischen Wandbeleges. Diese entstehen über die ganze Fläche der ruhenden Schicht in ungefähr gleichweiten Abständen verstreut, mit Ausnahme der Berührungsfläche derselben mit der Indifferenzschicht des strömenden Protoplasma. Hier bleibt ein Längsstreif der Zellwand frei von den ihrer Innenseite anliegenden Chlorophyllkörpern (Indifferenzstreifen). Der Verlauf dieser Streifen giebt mit aller Schärfe die Richtung des auf- und des absteigenden Stromes fliessenden Protoplasmas an. Wie bei ihrer Entstehung, bleiben die Chlorophyllkörper auch fernerhin von der Bewegung des Protoplasmas unergriffen, das an der Innenfläche der Protoplasmaschicht hinströmt, welcher sie eingelagert sind. Während des in beträchtlichem Maasse nach Entstehung der Chlorophyllkörper fortdauernden Längenwachsthums der Zellen vermehren jene sich durch oft wiederholte Quertheilung. In Folge dieses Vorganges erscheinen sie in parallele Längsreihen geordnet. Während des Längenwachsthums der Zelle erfährt deren Haut

1) Amici in Mem. di mat. e fisica d. Soc. Italiana, 19, 1823. — 2) Horkel in Meyen, Phytot. p. 178. — 3) Meyen in Linnaea, 2, 1827. p. 636. — 4) Meyen in N. A. A. C. L. v. 13. p. 2. — 5) Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108 Anm. — 6) Meyen, Phytot. p. 182. — 7) Meyen in Ann. sc. nat. 2. Ser. 4, 1835, p. 257. — 8) Ann. sc. nat. a. a. O. — 9) Bewegung d. Säfte, Berlin 1834, p. 8. —

10) Die seit längster Zeit bekannte Bewegung des Protoplasma, entdeckt 1772 vom Abbate Corti. Oss[illegible] microsc. sulla Tremella e sulla circulaz. in una pianta acquajuola, Lucca 1774.

eine Drehung um die Achse der Zelle, normaler Weise eine Linksdrehung. An dieser Torsion betheiligt sich die chlorophyllführende ruhende Protoplasmaschicht sowohl, als auch die Bahn des strömenden. In älteren Zellen sind die Reihen von Chlorophyllkörpern, sowie die Strombahnen schraubenlinig, linksumläufig. Das Maass der Torsion ist nach der Länge der Zellen verschieden. In den längsten steigt es bis auf drei volle Umläufe.

Während des Wachsthums der Zelle wird, mit der Zunahme ihres Längs- und Querdurchmessers, die Dicke der Schicht strömenden Protoplasmas immer geringer, die Schnelligkeit der Strömung immer beträchtlicher. Aus dem strömenden Protoplasma scheiden sich Partheieen bewegungsloser, festerer Substanz von bestimmten Formen aus: glatte, und in noch grösserer Zahl mit weichen Stacheln besetzte Kugeln[1]). Zunächst werden diese starren Gebilde sämmtlich von der Strömung des Protoplasma passiv mit fortgeführt, um so langsamer, je umfangreicher sie sind, im Allgemeinen in gleitender, bei besonders grossem Volumen, oder beim Zusammenhaften mehrer auch in überstürzender, rollender Bewegung. Bald tritt ein Zeitpunkt ein, zu welchem zunächst einzelne, dann mehrere dieser Körper, der Schwere folgend, aus dem strömenden Protoplasma heraus in die Vacuolenflüssigkeit dann herab sinken, wenn die Strombahn horizontal oder schwach geneigt über der Vacuole hingeht. Aus dem Verhalten der in die grosse Vacuole eingetretenen festen Gebilde wird ersichtlich, dass auch deren Flüssigkeit in einer, mit der des strömenden Protoplasma gleichsinnigen Bewegung begriffen ist; — ein Verhältniss, welches aus der Reibung der in constanter Richtung strömenden Protoplasmaschicht an der ihr angränzenden Vacuolenflüssigkeit mit Nothwendigkeit folgt. Die Reibung ist um so beträchtlicher, als die Vacuolenflüssigkeit eine ziemlich dichte Substanz ist, stärker lichtbrechend, weit minder leichtflüssig als Wasser, wie man leicht erkennt, wenn man unter dem Mikroskop ihren Austritt aus zerschnittenen Zellen von Nitellen beobachtet. Die kreisende Bewegung der Vacuolenflüssigkeit ist, entsprechend dem Umstande, dass sie den Anstoss von der Peripherie her empfängt, dicht an der Achse auch der langgestreckt cylindrischen Zellen, also bei geradliniger Bewegung, um Vieles langsamer als in der Nähe der Schicht fliessenden Protoplasmas. Der Theil der Vacuolenflüssigkeit, welcher in eine durch die beiden Indifferenzstreifen der chlorophylthaltigen wandständigen Protoplasmaschicht gelegte Ebene fällt, ist bewegungslos, stellt eine die Zelle längs durchsetzende Indifferenzschicht dar.

Die von dem strömenden Protoplasma passiv fortgeführten Wimperkörperchen und Kugeln gelangen, wenn sie der Schwere folgend in die Vacuolenflüssigkeit herabsinken, zunächst in eine ziemlich rasch rotirende Schicht derselben, und ihre Bewegung wird vorerst nur wenig verlangsamt. Dafern aber der Körper nicht bald an einer Umlenkungsstelle der Strömung ankommt, sinkt er tiefer gegen die Achse der Zelle hin, in immer langsamer rotirende Schichten der Vacuolenflüssigkeit, bis er endlich die Indifferenzschicht derselben erreicht und seine Bewegung in Richtung des an der nach oben gekehrten Wand der Zelle hinlaufenden Stromes endet. Dann sinkt er noch tiefer; er tritt in die langsamst bewegten Schichten in entgegengesetzter Richtung rotirender Vacuolenflüssigkeit der unteren Längshälfte der Zelle, und folgt deren Strömung. Immer tiefer sinkend, geräth er in immer rascher fliessende Vacuolenflüssigkeit, endlich (dafern die Zelle lang genug) bis in die der unteren Zellenwand angeschmiegte Schicht strömenden Protoplasmas, welche ihn in raschester Bewegung wieder nach der oberen Wand der Zelle führt, wo dasselbe Spiel von neuem beginnt. — In irgend längeren Zellen von Nitellen legt, bei horizontaler Lage derselben (auf dem Objectträger z. B.) ein grösseres Wimperkörperchen nie die ganze Länge der Zelle in der nämlichen Strombahn zurück. Alle die passiv mitgeschleppten Körper beschreiben kürzere Bahnen, und häufen sich nahe dem Ende der Zelle, von welchem der an der unteren Wand hinlaufende Strom zur oberen Wand umbiegt, um an dieser horizontal weiter zu verlaufen.[2]) Nicht selten haftet eine Anzahl von Wimperkörpern und Kugeln zu grösseren Klumpen aneinander. Begegnen sich solche

1) Nägeli, Ztschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, 1846, p. 107; Wimperkörperchen; Göppert u. Cohn, in Bot. Zeit. 1849, p. 700. — 2) Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. II, Lpzg. 1860, p. 67.

Digitized by Google

in entgegengesetzter Richtung fortgewälzte Klumpen, so kann eine völlige Verstopfung des Lumen der Zelle zu Stande kommen: die Bildung einer unregelmässigen, aus dicht zusammengedrängten und verklebten ruhenden Massen bestehenden Scheidewand. Dann gestaltet sich in jeder der durch diese Scheidewand getrennten Hälften der Zelle ein besonderer, in sich selbst zurück laufender, kreisender Protoplasmastrom.[1] Bei vorschreitendem Alter und Volumen der Zellen wird die Schicht strömenden Protoplasmas sehr dünn, ihr Lichtbrechungsvermögen dem der Vacuolenflüssigkeit ähnlich, so dass beide in der lebendigen Zelle durch die directe Beobachtung um so weniger mit Sicherheit unterschieden werden können, als bei dem bedeutenden Umfang und dem reichen Chlorophyllgehalt älterer Zellen es kaum möglich ist, ein deutliches Bild durch Einstellung des Mikroskops auf den Durchschnitt der Zelle zu erlangen. Nägeli ist zu der Ansicht gelangt, dass das anfangs homogene Protoplasma endlich ganz und gar in Körner und Kugeln zerfalle, so dass dasselbe zuletzt ganz verschwunden sei und frei schwimmende Körner und Kugeln an seine Stelle getreten seien. Man sehe nicht mehr einen ununterbrochenen Protoplasmastrom, sondern einzelne isolirte grössere und kleinere, auf der Wandung hingleitende Protoplasmamassen von verschiedener Gestalt neben jenen frei schwimmenden Körpern.[2] Zellen, welche dieses Bild darboten, zeigten mir in allen Fällen nach mehrtägigem Liegen in absolutem Alkohol und dadurch bewirkter Entfärbung des Chlorophylls eine der Innenfläche der chlorophyllhaltigen Schicht angeschmiegte Lage einer feinkörnigen Substanz, nach Innen hin wohl abgegränzt, von durch Einwirkung von Alkohol geronnenem Protoplasma nicht zu unterscheiden. Auch sieht man beim Durchschneiden lebender alter Nitellenzellen unter dem Mikroskope, nach dem rapiden Hervortreten der schleimig-körnigen Vacuolenflüssigkeit aus dem Mittelraume der Zelle, nicht selten an den Innenwänden derselben zusammenhängende, im Wasser sich abrundende Massen eines fast glasartig durchsichtigen Protoplasmas hervortreten. Diese beiden Beobachtungen genügen mir, die Strömung in den alten Charenzellen mit den Bewegungserscheinungen anderen Protoplasmas zu identificiren.

Eine Circulation des Protoplasma, der in den Zellen der Stängel und Blätter stattfindenden ganz ähnlich, geht auch in den Wurzelhaaren der Characeen vor sich, welche als Sprossungen tafelförmiger Zellen des Stängelknoten zu langgliedrigen Zellreihen sich entwickeln. Diese Wurzelhaare sind chlorophylllos; die Strömung des Protoplasmas ist deshalb mit weit grösserer Klarheit in ihnen sichtbar, als in Stängeln und Blättern. Auch in den ältesten Wurzelhaaren ist das kreisende Protoplasma eine zusammenhängende Schicht.

In allen Theilen der Characeen ist die Richtung der Protoplasmaströme eine durch den allgemeinen Aufbau der Pflanze fest bestimmte. In den internodialen Zellen des Stängels liegt der aufsteigende Strom stets nach der Seite des erst entstandenen Blattes des nächst oberen Quirles der (successiv auftretenden) Blätter. Da die Blattquirle in der Weise alterniren, dass das erste Blatt jedes neuen Quirls um eine halbe Interfoliardistanz seitlich von dem ersten Blatt des nächstunteren abweicht, und da die Richtung dieser seitlichen Abweichung am nämlichen Sprosse in der Regel dieselbe (links) bleibt, so stehen die Indifferenzebenen auf einander folgender internodialer Stängelzellen in eine links umläufige Schraube geordnet. In den Gliederzellen der Blätter und der Wurzeln ist die (zur Indifferenzebene senkrechte) Strömungsebene radial zum Stängel; in den Blättern an der dem Stängel abgewendeten Seite aufsteigend, in den schräg abwärts gerichteten Wurzeln an der nämlichen Seite absteigend.[3]

Die Aenderungen der allgemeinen Gestaltung und des Ortes in Zellen eingeschlossenen beweglichen Protoplasmas mit nicht stabiler Bahn und Richtung der Ströme stimmen in der Art und Weise ihres Zustandekommens mit denen der Plasmodien von Myxomyceten wesentlich überein. Neue, den Zellraum durchsetzende Stränge treten auf (bei Tradescantia virginica und bei

1) Meyen in Linnaea, 2, 1827, p. 66. — 2) A. n. O. p. 60. — 3) A. Braun in Monatsb. Berl. Akad. 1852. 17. Mai, woselbst weitere Einzelnheiten.

Digitized by Google

Ecbalium agreste) als kurze Hervorragungen der dickeren Streifen des Wandbeleges oder bereits vorhandener Stränge. Diese Hervorragungen sind meist von Keulenform; ihr freies Ende ist merklich verdickt. Sie bestehen zunächst nur aus hyaliner, körnchenloser Substanz; erst nachdem sie eine gewisse Länge erreichten, treten die dem Protoplasma eingelagerten körnigen Bildungen mit in sie ein. Häufig werden solche neu gebildete Fortsätze wieder eingezogen. Andere aber verlängern sich; oft mit überraschender Schnelligkeit (in einem Falle, bei Ecbalium agreste, in 21 Secunden um 0,08 M. M.), bis sie auf andere Theile des Protoplasmanetzes treffen und mit diesen verschmelzen, Anastomosen bildend. — Wenn bestehende Bänder und Stränge des Protoplasmanetzes in dessen Masse wieder eingezogen werden, so fliesst zunächst der grösste Theil der Substanz derselben nach einer, oder auch nach beiden Seiten hin in benachbarte Theile des Netzes ab. Der Strang wird rasch dünner, hyaliner, reisst endlich durch, und seine Stücke ziehen sich in die glatt werdende Oberfläche der benachbarten Stränge oder Bänder zurück, mit diesen verfliessend.

Die Ruhe der peripherischen, der Innenfläche der Zellhaut unmittelbar anliegenden Schicht des protoplasmatischen Inhalts solcher Zellen, welche strömendes Protoplasma enthalten, ist in sehr vielen Fällen nur eine relative. Es finden auch in dieser Schicht Ortsveränderungen statt; nur sind sie meist so langsam, dass sie während kurzer Dauer der Beobachtung nicht wahrgenommen werden können. Eine solche langsame Wanderung des Protoplasma, auch desjenigen des relativ ruhenden Wandbelegs, kommt allen den Algen und Pilzen zu, deren Vegetationsorgane röhrenförmige Zellen mit unbegränztem Wachsthum der Spitzen sind: den Siphoneen, Saprolegnieen und Verwandten; und in allen, irgend grössere Länge erlangenden Pollenschläuchen. Die älteren, hinteren Theile derselben werden endlich vom Protoplasma völlig entleert. Nachdem die innere Masse des Protoplasma schon früher nach der wachsenden Spitze der fadenförmigen Zellen hin sich begab, zieht endlich auch der Wandbeleg von der Innenfläche der Zellhaut sich zurück, sein Volumen verkleinernd, und rückt nach derselben Richtung hin weiter. Aeltere Theile der Fäden von Vaucheria, Saprolegnia, Pilobolus werden so allmälig protoplasmaleer. Diese Bewegungen gehen bei der Fruchtbildung derartiger Gewächse mit grösserer Energie vor sich.

Diese Windung des inneren, beweglicheren Protoplasma wird oft direct sichtbar: so bei Anlegung der Schwärmsporen von Vaucheria in dem Fortrücken der zahlreichen Chlorophyllkörper, welche dem Protoplasma eingelagert sind; in der raschen Anhäufung des Protoplasma in den zu Sporangien sich umbildenden Fadenenden der Saprolegnia ferax (während welcher Anhäufung auch noch stellenweise rückwärts gerichtete Strömungen des leichtest beweglichen Protoplasmas eintreten,[1]) bei Pilobolus crystallinus in der strömenden Bewegung von constanter, gegen die Spitze der Zelle gewendeter Richtung in Strängen körnigen Protoplasmas, welche sowohl dem Wandbeleg entlang, als auch durch die Intracellularflüssigkeit verlaufen[2]), bei dem Austritt des Protoplasma unmittelbar vor Bildung der Schwärmsporen aus dem Theile der Zellen des Pythium entophytum, der über die Aussenfläche der primordialen Zygosporen von Spirogyren hervorragt, in welcher jenes Pflänzchen schmarozt[3]), und bei Pythium reptans bei dem Einströmen des Protoplasmas in die kugelig anschwellende Anlage der Mutterzelle der

1) Pringsheim in N. A. A. C. L. N. C., 23, 1, p. 400. — 2) Cohn in N. A. A. C. L. N. C, 23, 1, p. 509. — 3) Pringsheim in dessen Jahrbüchern 1, p. 289.

Digitized by Google

Schwärmsporen[1]). Bei Pythium entleert sich dabei der Tragfaden des Sporangium, die ganze benachbarte Gegend der vegetativen Zelle der Pflanze vollständig seines Protoplasma[2]); bei Vaucheria, Saprolegnia und Pilobolus findet die Wanderung des Wandbelegs des Protoplasma nach dem Orte der Fruchtbildung hin nur in der am weitesten rückwärts davon gelegenen Gegend der vegetativen Zellen statt, und tritt nicht immer ein.

Eine langsame Ortsveränderung des Protoplasma, eine allmälige Verminderung und in vielen Fällen ein völliges Verschwinden desselben aus den Zellen der Theile der Pflanze, welche aus dem Knospenzustande heraustretend die letzte Streckung und Dehnung ihrer Zellen erfahren, und eine damit Hand in Hand gehende Anhäufung des Protoplasmas an den Stellen der Anlegung neuer Zellen und Gewebe; — diese Wanderung des Protoplasmas ist eine allen complicirter gebauten Gewächsen allgemein zukommende Erscheinung. Sie unterscheidet sich von der innerhalb continuirlicher Räume langgestreckter Zellen stattfindenden zwar dadurch, dass das Protoplasma während seines Fortrückens durch feste Zellhäute hindurch zu treten hat. Wo aber ihr Weg durch langgestreckte Zellen geht, da ist die Betheiligung auch der äussersten, mindest beweglichen Schicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes an derselben der mikroskopischen Beobachtung direct zugänglich. So z. B. in den zu grosser Länge sich streckenden hintersten, ältesten Zellen der Embryoträger von Coniferen, Rhinanthaceen und Campanulaceen.

Bringt man zur Zeit der beginnenden Anlegung des Embryokügelchens von Pinus sylvestris und anderen Arten der Gattung, von Taxus baccata, Juniperus communis, Thuja orientalis den Inhalt der sehr langgestreckten hintersten Zellen der Embryoträger durch wasserentziehende Mittel zur Contraction, so sieht man, dass die hinteren Enden dieser Zellen des protoplasmatischen Wandbeleges völlig entbehren, der auf wenig früheren Entwickelungsstufen sie auskleidete. Nur in ihren vorderen, den kürzeren Zellen die allmälig in die des Gewebes des Embryokügelchens übergehen, angränzenden Theilen ist der zusammengezogene Wandbeleg sichtbar. In den Enden der Zelle ist er am dicksten; wird nach hinten zu immer dünner und schliesst endlich, geschlossene Schlauchform einhaltend, aber zu einer unmessbar dicken, kaum wahrnehmbaren Schicht von protoplasmatischer Substanz verdünnt, von den protoplasmaleeren hinteren viel längeren Theilen der Zellen sich ab. Das gleiche Verhältniss findet sich in der langgestreckten obersten Zelle des Embryoträgers von Pedicularis sylvatica, Veronica triphyllos, Loasa tricolor; und höchst anschaulich tritt es bei den Campanulaceen hervor, deren Embryoträger in der obersten ihrer cylindrischen Zellen im Zeitpunkte der Anlegung des Embryokügelchens nur wässerige Flüssigkeit enthalten.[3])

Raschere Ortsveränderungen der peripherischen, mindest beweglichen Schicht protoplasmatischen Zelleninhaltes sind nur wenige bekannt. Ein sicheres Beispiel bieten bisweilen Sporenmutterzellen von Phascum cuspidatum, deren kugelige Membranen bei Wasseraufnahme durch rasche Ausdehnung in Richtung der Tangenten die Zellhöhlung auf das Doppelte des Durchmessers des kugeligen protoplasmatischen Inhalts vergrösserten. Ich sah, in einem Falle, dass dieser kugelförmige Inhalt, der zuerst frei im Innern der Zellhaut schwebte, nach einiger Zeit derselben sich näherte, sich ihr anschmiegte, indem er die Gestalt eines Meniskus mit quer verlaufender seichter Einbuchtung der concaven Fläche annahm, und nun, an der Innenfläche der Zellhaut hingleitend, eine Bewegung von kreisförmiger Bahn begann, deren Mittelpunkt mit dem der Zellhöhle zusammen fiel.[4]) Nach der sogenannten Einkapselung (Encystirung) der Schwärmer von Euglena sanguinea — nach der Umkleidung der zur Kugel sich zusammenziehenden und rundenden Schwärmspore mit einer dicht anliegenden Zellhaut — findet häufig eine langsame,

1) De Bary in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 187. — 2) De Bary a. a. O. p. 188. — 3) Hofmeister, in Abh. sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Cl. 4, Tf. 26, f. 11b, 13—15. — 4) Hofmeister, vergl. Unters. p. 78.

Digitized by Google

längere Zeit andauernde Drehungsbewegung des protoplasmatischen Inhalts innerhalb der Zellhaut statt, welche nur durch Ortsveränderungen innerhalb der peripherischen Schicht dieser Masse zu Stande kommen kann. Die gleiche Erscheinung beobachtete de Bary an encystirten, nach Contraction zur Kugel-, Ey- oder Keulenform mit einer derben Membran umgebenen amoebenähnlichen Zuständen von Aethalium septicum. Die Körpersubstanz zeigte innerhalb der eng anliegenden Membran rotirende, fluthende Bewegungen. 1)

Zu den Bewegungen der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts gehören ferner ohne Zweifel die Fälle, in welchen dieser Inhalt in gleitender Bewegung um den Mittelpunkt der Zelle rotirt, ohne die charakteristische Anordnung seiner Theile, insbesondere ohne das Lagenverhältniss der verzweigten, der Wand angeschmiegten Streifen strömenden Protoplasmas zu einander und zum Kern der Zelle zu ändern; beobachtet im jungen Pollenkorn von Oenothera 2) und in den beiden Zellen des zweizelligen Vorkeims (des quergetheilten befruchteten Keimbläschens) von Funkia coerulea. 3) Auch die Hin- und Herdrehungen des zur Kugel gerundeten, aus einer apicalen Oeffnung der ursprünglichen Zellhaut ausgetretenen protoplasmatischen Inhalts der Sporenmutterzellen von Pythium, von der Theilung desselben in Schwärmsporen — Drehungen, welche innerhalb einer nach dem Austritt zur Membran erhärteten hohlkugeligen Hautschicht erfolgen — fallen unter den nämlichen Gesichtspunkt. 4) Ebenso der Uebertritt des geballten Inhalts der abgebenden Zelle in die aufnehmende bei der Copulation von Spirogyra. 5)

§ 9.

Allgemeine Bedingungen der Protoplasmabewegung.

Die Bewegungen des Protoplasma finden nur statt innerhalb bestimmter Temperaturgränzen, deren unterste oberhalb derjenigen liegt, bei welcher die Pflanze ihr Dasein noch zu fristen vermag. Die obere Gränze der Temperatur, bei welcher während längerer Einwirkung Bewegungen des Protoplasma noch stattfinden, fällt nahezu zusammen mit derjenigen, bei welcher die Pflanze überhaupt noch zu existiren vermag. Eine kurze Zeit dauernde Einwirkung noch niederer oder noch höherer Temperatur hebt zwar die Bewegungen des Protoplasma auf, aber nur zeitweilig. Es tritt eine vorübergehende Kältestarre oder vorübergehende Wärmestarre des Protoplasma ein, welche bei Erwärmung oder Abkühlung in den beweglichen Zustand wieder übergeht. Der Widerstandsfähigkeit des Protoplasma gegen sehr hohe oder sehr niedere Temperaturen ist grösser, wenn die protoplasmahaltigen Pflanzenzellen von Luft, als wenn sie von Wasser umgeben sind. 6)

Die niedersten und höchsten Temperaturgrade, bei welchen überhaupt noch Bewegungen des Protoplasma beobachtet wurden, liegen (in + ° C.)

	in Wasser		in Luft		
für Cucurbita Pepo (Haar)	17	48	16,5	51	(Sachs, a. a. O.)
» Tradescantia virginica	13	46	15	48	(Sachs, a. a. O.; M. Schultze, Protopl. 48.)
» Urtica pilulifera	15	44-45	—	—	
» Vallisneria spiralis	16	45	—	—	(M. Schultze a. a. O.)
» Nitella flexilis	0,5	37	—	—	(Nägeli, Beitr. 2, p. 77).

Schwärmsporen von Chlamidococcus pluvialis in Wasser 5 43 } (eigene Beobachtung.) 7)
» » Stephanosphaera pluvialis — — 5 40 }

1) De Bary in Siebold u. Kölliker's Zeitschr. f. w. Zoologie, 10, p. 159. — 2) Nägeli, Entwickelungsgesch. d. Pollens, Zürich 1842, 22; Tf. 2. f. 12a—f. — 3) Hofmeister, Entst. d. Embryo, 15, 78; Tf. 7. f. 23ab. — 4) Pringsheim in dess. Jahrb. 1, p. 288; de Bary, ebends. 2, p. 184. — 5) De Bary, Conjugaten, Tf. 1 fg. 1—3. — 6) Sachs, in Flora, 1864, p. 39. — 7) Die Angaben der Minima beruhen

Innerhalb der Temperaturgränzen, welche Protoplasmabewegung überhaupt gestatten, wird dieselbe durch Erhöhung der Temperatur beschleunigt durch Erniedrigung derselben verlangsamt. Es wächst aber die Geschwindigkeit bei Erhöhung der Temperatur in immer kleinerem Verhältnisse als die Temperatur. Die Zunahme der Geschwindigkeit ist für jeden folgenden Maasstheil der Thermometerscala ein immer kleinerer Werth.

So fand z. B. Nägeli, als er die Endzelle eines Blattes von Nitella syncarpa unter Anwendung einer Vorrichtung untersuchte, welche es ermöglichte, auf dieselbe unter dem Mikroskope beliebige Temperaturen einwirken zu lassen, dass die Schnelligkeit der Strömung bei + 10°C. einen Raum von 0,1 M. M. in 8 Secunden zurücklegte. Die Temperatur wurde plötzlich auf 1,25° und dann allmählig auf 0 ermässigt. Bei 1,25° wurde jener Raum von der oberflächlichen Strömung in 53, bei 1° in 62, bei 0,75° in 83 Sec. durchlaufen, gegen 0 stand die Bewegung ganz still. Als nun die Temperatur allmälig gesteigert wurde, durchlief der oberflächliche Strom den Raum von 0,1 M. M. bei 1° in 60, bei 2° in 47, bei 3,5° in 33, bei 5° in 24, bei 6° in 19, bei 7° in 15, bei 8° in 11,5, bei 9° in 9,5, bei 10° in 8, bei 11° in 7, bei 12° in 6, bei 14° in 5,4, bei 15° in 5, bei 16° in 4,6, bei 17° in 4,3, bei 18° in 4, bei 19° in 3,8, bei 20° in 3,6, bei 22° in 3,2, bei 24° in 2,8, bei 26° in 2,4, bei 28° in 2, bei 31° in 1,5, bei 34° in 1, bei 37° in 0,6 Secunden. Als die Temperatur etwas höher stieg, hörten die Bewegungen plötzlich auf, als sie wieder sank, so begann die Rotation erst langsam, erreichte aber bald die der nunmehrigen Temperatur zukommende Geschwindigkeit. — Die mitgetheilten Zahlen sind Durchschnittswerthe aus mehreren Messungen. [1])

Unter gleichen Verhältnissen, namentlich bei gleicher Temperatur ist die Schnelligkeit der Protoplasmaströmung verschiedener Pflanzen eine höchst ungleiche. Die nachfolgenden Angaben mögen als Beispiel dienen. Sie beziehen sich lediglich auf beobachtete Maxima der Stromgeschwindigkeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Die Messung auch minimaler Geschwindigkeiten und die Berechnung von Mittelzahlen aus diesen und jenen würde bedeutungslos sein, da bei der Protoplasmaströmung mit wechselnder Richtung dem Auftreten jeder Umkehr der Richtung ein Moment des Stillstandes vorausgeht und eine kurze Periode der Beschleunigung folgt, die bis zur Erreichung der maximalen Geschwindigkeit dauert.

Auf den Zeitraum einer Minute reducirt, durchlief die Protoplasmaströmung bei

Didymium Serpula	10	M. M.	(eigene Beobachtung).
Physarum spc.	5,4	»	» »
Nitella flexilis	1,63	»	» »
» »	1,5	»	(Nägeli, Beitr. 2, p. 77).
Vallisneria spiralis, Blattgewebe	1,56	»	(Mohl in Bot. Zeit. 1846, p. 92).
Tradescantia virginica, Staubfadenhaare	0,83	»	(eigene Beobachtung).
» » »	0,651	»	(Mohl a. a. O.).
Hydrocharis morsus ranae, Wurzelhaar	0,543	»	(eigene Beobachtung).
Cucurbita Pepo, Blattstielhaare	0,5	»	» »
Urtica baccifera, Stängelhaare	0,312	»	(Mohl a. a. O.).
Urtica, sp.	0,3	»	(M. Schultze a. a. O.).
Sagittaria sagittifolia, Stolo	0,269	»	(Mohl a. a. O.).
» » Blattzelle	0,174	»	» » » »
Ceratophyllum demersum, Blattzelle	0,094	»	(Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108 Anm.).
Potamogeton crispus, Blattzelle	0,009	»	(eigene Beobachtung). [2])

auf von mir ausgeführten Bestimmungen. Sie sind sehr wahrscheinlich etwas zu hoch. Ich stellte die Beobachtungen zu warmer Sommerzeit an. Die zu untersuchenden Pflanzentheile wurden künstlich abgekühlt; langsam zwar, aber doch so, dass die Temperatur des Raumes, in dem sie sich befanden, während zweier Stunden von + 21° C. auf + 12° C. sank. Bei noch allmäligerer Abkühlung würden wohl auch bei noch etwas niedrigerer Temperatur Bewegungserscheinungen zu beobachten gewesen sein. Vallisneria spiralis wenigstens zeigt im Winter bei + 10° C. noch äusserst langsame Strömung des Protoplasma. — 1) Nägeli Beitr. 2, p. 77. —

2) Die langsameren Bewegungen sind gemessen durch Beobachtung der Ortsveränderung

Vom Einfluss des Lichtes ist die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung nicht merklich abhängig. Ihre Beschleunigung erfolgt in Haaren von Cucurbitaceen und von Tradescantia ganz in der gleichen Weise, mögen dieselben im Tageslichte oder im Dunkeln erwärmt werden.

Ich sah sie in vollkommener Dunkelheit (nachdem ich Tradescantia vier Tage im völlig dunkeln Raume hatte stehen lassen, in dem Oeffnen nahen Knospen ebenso im Gange, wie in solchen, die unter freiem Himmel sich entwickelt hatten. Tradescantiahaare, die dreissig Stunden lang im dunkeln Raum gelegen hatten, zeigten die Strömung in noch unverminderter Geschwindigkeit. Nur bei sehr lange dauernder Lichtentziehung erlischt die Protoplasmaströmung mit der Vegetation der Pflanze überhaupt, bei Chara nach 23 Tagen[1]).

Dagegen ist für die Erhaltung der Bewegungen des in Zellen eingeschlossenen Protoplasma Zutritt von Sauerstoff ein eben so unerlässliches Bedürfniss, wie für das der Myxomyceten. Die Strömung des Protoplasma verlangsamt sich und stockt endlich, wenn die Zellen unter Oel gebracht werden. Sie steht sill, wenn die Pflanze 48 Stunden unter dem thunlichst entleerten Recipienten der Luftpumpe verweilt hat[2]).

Bei meiner Wiederholung der Corti'schen Versuche stockte die Strömung bei Nitella in Olivenöl schon nach 5 Min., im sehr luftverdünnten Raume nach 13 Min., und war im ersteren Falle nach Abspülung des Oels nach Verlauf von 30 Min., im zweiten vom Wiederzutritt der Luft eingerechnet, nach 22 Minuten wieder im Gange. Ein Gegenversuch Dutrochet's[3]), der in ausgekochtem, mittelst Quecksilber abgesperrtem Wasser die Strömung in Chara 23 Tage lang andauernd sah, beweist nichts, da unter solchen Verhältnissen, Lichtzutritt vorausgesetzt, die bei der Thätigkeit des Protoplasma ausgehauchte Kohlensäure durch das beleuchtete Chlorophyll zersetzt, und so der Versuchspflanze Sauerstoff zugeführt wird. Die Protoplasmaströmung in den Tradescantiahaaren wird zum Aufhören gebracht durch Einbringung derselben in Oel. Erst nach längerer Zeit (später als 15 Minuten) in einer Atmosphäre von Kohlensäure (nach 45 Minuten) oder von Wasserstoff (nach mehreren Stunden). Auf Wiederzutritt der atmosphärischen Luft stellen die Bewegungen sich wieder her; nach dem Aufenthalt in Oel binnen 15 bis 20 Minuten, in Kohlensäure binnen 15 bis 35 Minuten, in Wasserstoff binnen 2 bis 5 Minuten[4]). — Es steht mit diesem Sauerstoffbedürfniss des beweglichen Protoplasmas in offenbarem Zusammenhange, dass Pflanzentheile von reichlichem Protoplasmagehalt Kohlensäure ausscheiden, und solche, in denen die Protoplasmaanhäufung sehr massenhaft ist, Wärme entwickeln.

§ 10.

Vorübergehende Störungen der Protoplasmabewegungen durch äussere Einwirkungen.

Die Bewegungserscheinungen und Gestaltänderungen des in Zellen eingeschlossenen Protoplasma werden — übereinstimmend mit denen der Plasmodien der Myxomyceten — unterbrochen durch alle solche äussere Einwirkungen, welche

charakteristischer Einschlüsse während längerer Fristen, die schnelleren durch Beobachtung während einiger Secunden und Reduction der gefundenen Werthe auf 1 Minute.

1) Dutrochet in Comptes rendus, 1837, 2, p. 337.

2) Corti, Osserv. sulla Tremella, Lucca 1774. – Ich citire nach Meyen, Pflanzenphysiologie 2, p. 224, da ich Corti's Schrift nicht erlangen konnte. 3) a. a. O.

4) Kühne, Unters. üb. d. Protopl. p. 105.

überhaupt den Vegetationsprocess stören; so namentlich durch mechanische Eingriffe in die Gestaltung des beweglichen Protoplasma (durch Druck, Stoss und Verletzung) durch plötzliche Wasserentziehung, durch raschen und beträchtlichen Wechsel der Temperatur, durch den Eintritt der Vegetation ungünstiger Temperaturgrade, durch elektrische Entladungen. Bei stärkerer Einwirkung der störenden Ursache tritt eine beträchtliche Aenderung der Form des beweglichen Protoplasma ein. Die bisherige eigenartige Vertheilung des Protoplasma in der Zelle wird aufgehoben, und seine Form von den allgemeinen Gestaltungsgesetzen der Flüssigkeiten bestimmt. Es ordnet sich zu einem oder mehreren sphäroïdischen Ballen (Tropfen) oder es bildet einen Ueberzug der es berührenden starren Körper (der Zellwände). Aber auch dann noch ist die Aufhebung der eigenthümlichen Gestaltung und der Bewegungen des Protoplasma nur vorübergehend, dafern jene Einwirkungen ein bestimmtes nach specifischen Unterschieden verschiedenes Maass nicht überschritten. Es tritt nach dem Aufhören der Störungsursache, unter Umständen auch während der Fortdauer der neuen Verhältnisse, in welche das Protoplasma gebracht wurde, strömende Bewegung, und da, wo die Gestaltung des Protoplasma eine veränderliche ist, auch Aenderung der Anordnung des Protoplasma wieder ein.

Wird auf eine Stengel- oder Blattzelle einer Nitella, deren bewegliches Protoplasma unter dem Mikroskope lebhafteste Strömung zeigt, mittelst Druckes auf das Deckglas eine mässige Quetschung geübt, so steht die fliessende Bewegung sofort still. Nach Verlauf einiger Minuten aber erholt sie sich wieder[1]), nicht selten selbst dann, wenn die Quetschung beträchtlich genug war, um die Anordnung der Chlorophyllkörperchen in parallelen Reihen zu verschieben. Die Einknickung sowie die Anlegung einer Ligatur bringen in Charenzellen die Strömung ebenfalls zum Stillstande. In jeder der durch die Knickung oder die Einschnurung getrennten Zellenhälfte stellt sich nach kurzer Ruhe ein geschlossener Kreislauf wieder her[2]). — Trennt man Wurzelhaare der Hydrocharis morsus ranae mittelst Durchschneidung nahe der Basis von ihren Anheftungsstellen, so findet man unmittelbar nachher das Protoplasma der einseitig offenen Zellen völlig bewegungslos. Es bildet sich an der Schnittfläche sofort, durch Zusammenfliessen des protoplasmatischen Wandbelegs der Umgebung der Oeffnung, eine beiderseits scharf abgegrenzte Schicht aus Protoplasma, welche die Durchschnittsstelle verschliesst. Nach einer bis einigen Minuten tritt dann an der ganzen innern Fläche der Zelle, und unterhalb des die Oeffnung verstopfenden Pfropfens aus ruhendem Protoplasma die kreisende Strömung des beweglichen Protoplasma wieder ein.

Nach mässiger momentaner Quetschung der Staubfadenhaare der Tradescantia virginica kommt die strömende Bewegung in den durch den Zellraum verlaufenden Protoplasmasträngen unverzüglich zum Stillstand. Die Stränge werden knotig, sie reissen, ziehen sich zu kurzen Keulen oder zu Kugeln zusammen, verschmelzen zum Theil mit der Ansammlung von Protoplasma in der Umgebung des Zellenkerns, zum Theil mit dem protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle. Nach 10 bis 15 Minuten stellt sich die normale Anordnung und Beweglichkeit des Protoplasma wieder her; bisweilen selbst in solchen Zellen, welche zufällig verletzt worden waren und einen Theil ihres Protoplasma und ihrer Vacuolenflüssigkeit durch Austreten aus der Rissstelle der Zellhaut verloren hatten.

Auf der vorübergehenden Aufhebung der Bewegungen des Protoplasma durch mechanische Eingriffe beruht es, dass frisch angefertigte Präparate von Characeen, Vallisneria u. s. w. nur stillstehendes Protoplasma zu zeigen pflegen, dass die Bewegungen erst nach einer Zeit der Ruhe des Präparats eintreten.

1) Dutrochet in Comptes rendus 1837, p. 779.

2) Gozzi in Brugnatelli Giorn. di fis., Dec. 2 (1818) p. 199; Dutrochet l. c.

Digitized by Google

Wird auf das Deckglas, unter welchem Endospermzellen des Ceratophyllum demersum mit lebhafter Protoplasmaströmung unter dem Mikroskope liegen, ein rasch vorübergehender mässiger Druck geübt, so stockt die Bewegung. Gleich darauf sieht man häufig aus dem dicken axilen Strange des strömenden Protoplasma, an einer oder mehreren Stellen, einzeln oder bündelweis, gleichzeitig oder successiv, tentakelförmige Protuberanzen von mässiger Länge, meist von Keulenform hervortreten. Sie werden meist binnen kurzer Frist wieder eingezogen, während die normale Strömung des Protoplasma allmälig sich wiederherstellt. Selten lösen ihre Extremitäten durch Abschnürung vom axilen Protoplasmastrange sich ab, runden sich zu Kugeln, liegen dann einige Zeit ruhend neben dem Protoplasmastrom, mit dem sie später wieder verschmelzen um in die Bewegung wieder einzutreten[1]).

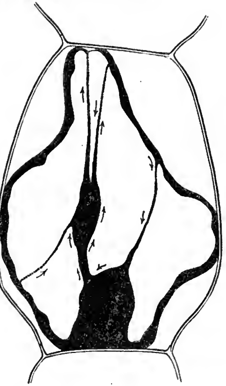


Fig. 10.

Fig. 10. Optischer Durchschnitt einer Zelle eines Staubfadenhaares der Tradescantia virginica. Der protoplasmatische Inhalt ist durch Einwirkung von Zuckerlösung stellenweise von der Innenfläche der Zellhaut zurück gezogen. Die Strömungen des Protoplasma dauern gleichwohl fort.

1) Diese Beobachtung, welche die Uebereinstimmung der Wirkung mechanischen Eingriffs in strömendes Protoplasma mit der auffallendsten Form des Effects elektrischer Entladungen auf solches — der Tentakelbildung — zeigt, wurde im Heidelberger botanischen Laboratorium im Sommer 1865 zuerst von Rosanoff gemacht, dann oft wiederholt und bestätigt. Meine in früheren Jahren gemachten Versuche, an anderen Pflanzenzellen mit strömendem Protoplasma ähnliche Erscheinungen durch Druck oder Erschütterung hervorzurufen, blieben erfolglos.

Bei Behandlung einer Zelle, die strömendes Protoplasma enthält, mit der wässerigen Lösung eines der Lebensthätigkeit der Pflanze nicht unmittelbar naehtheiligen Stoffes von einer Concentration, welche die rasche Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts der Zelle bewirkt, stockt die fliessende Bewegung auf kurze Zeit, während der Contraction des protoplasmatischen Inhalts, um bald innerhalb der an der raschen Strömung nicht betheiligten Hautschicht desselben wieder zu beginnen. »Bringt man Chara in ein leichtes Zuckerwasser, so zieht sich der ganze Zelleninhalt wohl abgeschlossen und scharf begränzt von der Zellhaut zurück, während der Strom noch lange Zeit in dem abgelösten Zelleninhalte (Primordialschlauche) fortdauert[1].« Aehnlich bei Blattzellen von Vallisneria, Staubfadenhaaren von Tradescantia[2]) (siehe fig. 10 auf S. 51), Wurzelhaaren von Hydrocharis. Leichter noch, als bei Anwendung einer Zuckerlösung gelingt der Versuch bei der einen Lösung von salpetersaurem Kali, salpetersaurem Kalke, kohlensaurem Ammoniak. Wird eine Lösung von höherer Concentration gebraucht, so erfolgt die Contraction des protoplasmatischen Inhalts mit grosser Raschheit, und dann stehen die fliessenden Bewegungen des Protoplasma während der Einwirkung der Lösung meist dauernd still. Die durch den Zellraum verlaufenden Stränge strömenden Protoplasmas der Staubfadenhaare der Tradescantia virginica z. B. ziehen sich grossentheils in den Wandbeleg zurück, wenn das Haar in 10 pCt. Lösung salpetersauren Kalis gebraucht wird. Nach sofortigem Aussüssen des Präparats mit destillirtem Wasser bilden sie sich nach Verlauf von 10—12 Minuten in gewohnter Vollständigkeit wieder aus. Zweckmässig bringt man die Lösung in einer Verdünnung an das Präparat, welche noch keine Contraction des protoplasmatischen Inhalts bewirkt, und lässt durch Verdunstung die Concentration allmälig bis zum Eintritt der Zusammenziehung steigen. Bei solcher langsam gesteigerter Einwirkung der wasserentziehenden Lösung wird die Bewegung des Protoplasma nicht unterbrochen. In den sehr langgestreckten Wurzelhaaren von Hydrocharis contrahirt sich bei solcher Behandlung der protoplasmatische Inhalt stets zu mehreren sphäroidischen Massen, von denen einzelne nicht selten genau Kugelform zeigen. Die Abschnurung zu einzelnen Sphäroiden erfolgt durch stärkere Einschnurung des Wandbelegs der Zelle an einzelnen Stellen, die rasch zu dunnen Fäden zusammenschrumpfen. So lange in den Achsen dieser Verbindungsbrücken der minder stark contrahirten Stellen des protoplasmatischen Zelleninhalts noch Inhaltsflussigkeit der grossen centralen Vacuole des Wurzelhaares sich befindet, geht in dem Wandbeleg derselben die Stromung des Protoplasma fort, und unmittelbar in die weiteren

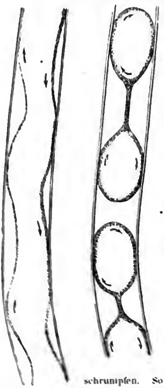


Fig. 11 a. u. b.

Fig. 11 a u. b. Stuck eines Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae, mit einer 5% Losung von Kalksalpeter behandelt. a im Beginn der Zusammenziehung des protoplasmatischen Zelleninhalts. b nach Abrundung desselben zu einigen, zum Theil durch solide Protoplasmastränge verbundenen, zum Theil getrennten Sphäroiden. — Die Richtung der Protoplasmaströmung, welche während und nach der Contraction fortdauert, ist durch Pfeile angedeutet.

1) A. Braun in Monatsb. Berl. Akad. 1852 p. 223.
2) Max Schultze in Wiegmanns Archiv 1858, p. 337.

Digitized by Google

Stellen des sich contrahirenden Inhalts über. Sobald aber die Contraction der dünnsten Stellen bis zur Ausschliessung der Vacuolenflüssigkeit vorschreitet, steht die Bewegung des nun zum soliden (einer axiien Höhlung entbehrenden) Strange gewordenen Protoplasma plötzlich still (nothwendige Folge der Reibung zweier sich unmittelbar berührender gegenläufiger Ströme an einander); und in den weiteren Parthien des Zelleninhalts wird sie in jeder in sich selbst rückläufig; stundenlang fortdauernd. Bei fortgesetzter Wasserentziebung reissen die Verbindungsstränge der dickeren Inhaltsportionen durch, und die Substanz dieser Stränge wird allmälig in die peripherische Schicht der sphäroïdischen Masse eingezogen.

Nach der Contraction protoplasmatischen Zelleninhaltes mit beweglichem Protoplasma wird es in allen Fällen der directen mikroskopischen Beobachtung unmittelbar anschaulich, dass die peripherische Schicht (die Hautschicht) des zusammengezogenen Inhaltes an den fliessenden Bewegungen des Protoplasma unbetheiligt bleibt; auch da, wo diese Schicht eine äusserst dünne ist, wie z. B. in den Wurzelhaaren von Hydrocharis, in den Blattzellen von Vallisneria.

Bei plötzlicher Verdünnung der Lösung, in welcher eine Zelle mit leicht permeabler Haut, z. B. eine Blattzelle von Vallisneria, ein Wurzelhaar von Hydrocharis, nach Contraction des protoplasmatischen Inhalts die fliessenden Bewegungen des beweglichen Protoplasma vor sich gehen lässt, gerathen diese Bewegungen ins Stocken; — vorübergehend während der regelmässigen Wiederausdehnung des Inhalts, dafern die Einwirkung des reinen Wassers nicht allzustürmisch erfolgte; im Gegentheile aber dauernd, unter Aufhebung des bisherigen Zusammenhanges des Protoplasma und der Umformung desselben zu Klumpen ohne bestimmte Gestalt: so häufig in den Wurzelhaaren an Hydrocharis.

Bei Behandlung von Zellen, die in Bewegung begriffenes Protoplasma enthalten, mit höchst verdünnten wässerigen Lösungen solcher Substanzen, die schon bei Zutritt kleiner Quantitäten den Vegetationsprocess der Pflanzenzelle für immer aufheben — sogenannter Gifte — wird die Bewegung des Protoplasma zwar unterbrochen, aber nur vorübergehend, sie stellt sich nach einiger Zeit wieder her, auch während der fortdauernden Einwirkung der diluirten Lösung des Giftes, und endet nur nach längerer Frist mit dem Leben des Pflanzentheils überhaupt. Eine Aetzkalilösung von 0,5 pCt. brachte nach 5 Min. die Rotation in der Zelle eines Charenzweiges ins Stocken; 5 Min. später ward die Strömung wieder beschleunigt, wurde sehr rasch; verlangsamte sich wieder erst nach weiteren 25 Min. und erlosch nach 35 Min. für immer. Weinsteinsäurelösung von 1 pCt. bewirkte nach 3 Min. Stockung; nach weiteren 5 Min. trat Wiederbeschleunigung ein; nach ³/₄ Stunden erlahmte die Bewegung; nach 1 Stunde endete sie. Bei Anwendung einer Lösung von Seesalz von 1,1 pCt. wurde die Bewegung nach 1 Min. für 8 Min. aufgehoben, stellte sich dann wieder her und dauerte noch 8 Tage. Bei Aussüssen mit destillirtem Wasser eines Charapräparats, welches 10 Stunden in der nämlichen Salzlösung verweilt hatte und in welchem die Protoplasmaströmung rasch geworden war, stockte die Bewegung nach 4 Min. und begann erst nach weiteren 5 Min. aufs Neue. Wässeriges Opiumextract hemmte die Bewegung nach 6 Min.; nach 15 weiteren Min. begann sie wieder, und erlosch völlig nach selbständiger Dauer. Opiumextract von 3,5 pCt. äusserte die nämlichen Wirkungen in Fristen von 8 Min., 10 Min., 22 Stunden (noch ungewöhnlich schneller Stromung); Wasser mit 5 pCt. Alkohol von 36° in 5 Min., 10 Min., 12 St.[1]).

Rasche Abkühlung bis zu einer Temperatur, bei welcher Bewegungen des Protoplasma fortdauern, dafern die Abkühlung langsam erfolgte, hemmen vorübergehend die Protoplasmaströmung, die aber bei längerem Verweilen der protoplasmahaltigen Zelle in der erniedrigten Temperatur wieder in Gang kommt. Ein Präparat von Nitella flexilis wurde von mir aus der Zimmertemperatur von + 18,5° C. in einen auf + 5° C. abgekühlten Raum gebracht und in demselben 2 Minuten lang gelassen. Die zuvor lebhafte Strömung stand jetzt still. Das Präparat wurde aufs Neue in den kühlen Raum gebracht und nach 15 Minuten wieder untersucht. Während dieser Frist war die Temperatur auf + 3,5° C. gesunken. Gleich-

1) Dutrochet in Comptes rendus 1837, 2, p. 780—82.

Digitized by Google

wohl zeigte jede Zelle wiederum die rotirende Strömung des Protoplasma, wenn auch nur mit geringer Schnelligkeit.

Haare vom Stengel und von Blattstielen von Ecbalium agreste, welche ich von + 16,5° C. allmälig auf 40° C. erwärmte und in dieser Temperatur eine Stunde lang erhielt, zeigten in dieser Temperatur das Protoplasma in sehr lebhafter Strömung begriffen. Das Präparat (abgeschnittene Haare, welche zwischen Objectträger und angekiltetem Deckglase in Wasser lagen) wurde jetzt durch Eintauchen in eine grössere Wassermasse von + 16° C. rasch auf die Zimmertemperatur abgekühlt. Nach einer Minute dauernder Eintauchung und Abkühlung war das Protoplasma in allen Zellen starr und unbeweglich. An vielen seiner Stränge hatten sich knotige Varicositäten gebildet. Erst nach Verlauf von 7 Minuten zeigten sich in einzelnen Haaren die ersten Anfänge des Wiedereintritts der Strömung. Noch nach 12 Minuten waren die Varicositäten nicht ausgeglichen; erst nach 18 Minuten war die Strömung (bei constant + 16° C.) wieder normal. — Bei einer Wiederholung dieses Versuches dauerte die Starre vom Beginn der Abkühlung auf + 16° C. eine ganze Stunde, und erst nach weiteren 11 Minuten waren die Varicositäten der Fäden ausgeglichen, die Störung in vollem Gange.

Bei Abkühlung bis auf oder unter den Gefrierpunkt wird die Gestaltung des beweglichen Protoplasma noch wesentlicher geändert. Es büsst seine eigenthümliche Anordnung mehr oder minder vollständig ein, und wird zu kugeligen Tropfen oder zu einem Wandbeleg der Zelle. Die eigenartige Gestaltung wird aber bei Wiedererwärmung aufs Neue hergestellt, und es treten die strömenden Bewegungen wieder ein; vorausgesetzt, dass die Präparate während der Abkühlung unter 0° sich in Luft, nicht im Wasser befanden, und dass die Abkühlung nur kurze Zeit dauerte. Stauhfadenhaare der Tradescantia virginica, trocken auf den Objectträger unter das Deckglas gelegt und mittelst einer Kältemischung höchstens 15 Minuten lang erheblich unter den Gefrierpunkt abgekühlt, zeigen nach Zusatz von kaltem Wasser rasch unter das Mikroskop gebracht[1]), die Stränge aus beweglichem Protoplasma in kugelige, ruhende Massen zerfallen. Nach sehr kurzer Zeit, oft schon nach 10 bis 15 Sekunden beginnen die kugeligen Tröpfchen und Klümpchen lebhafte Bewegungen. »Sie verändern ihre Umrisse, ziehen sich lang aus, verkürzen sich wieder und gerathen dabei in eine wirbelnde Tanzbewegung. Sie bewegen sich gerade wie Amoeben, nur ausserordentlich viel geschwinder als jene. Schon nach wenigen Minuten begannen diese Körperchen zu einzelnen grösseren Tropfen zusammenzufliessen und indem diese sich wieder mit anderen grösseren Tropfen vereinigen, stellt sich binnen ungefähr 10 Minuten das ursprüngliche Protoplasmanetz wieder her, das auch nach 24 Stunden noch lebhaft strömend gefunden wurde[2]).« Bei Wiederholungen dieses Versuchs war nach 10 Minuten Aufenthalt in einer Temperatur von — 8° C. das bewegliche Protoplasma der den Zellraum durchsetzenden Stränge in vielen Zellen vollständig zu kleinen Kugeln zerfallen; in anderen waren Reihen solcher Kugeln durch äusserst feine, hyaline Protoplasmafäden verbunden. In einigen sehr lang gestreckten Zellen hatte sich der gesammte protoplasmatische Inhalt zusammengezogen und in 2 Sphäroide getrennt, deren äussere Umgrenzung von dem Wandbeleg aus bewegungslosem Protoplasma gebildet war und die im Inneren in Kügelchen zerfallenes, ruhend gewordenes bewegliches Protoplasma enthielten. Nach Zusatz von Wasser von + 17° C. vergingen 1 Minute 27 Sekunden, bevor Bewegung in die kugeligen Tropfen aus Protoplasma kamen. Unter raschen Gestaltveränderungen bewegten sie sich zu den Zellkernen hin und vereinigten sich in jeder Zelle zu einer den Kern einhüllenden klumpigen Masse, von der aus Strömungsfäden in den Zellraum hineinsprossten. In den Zellen, deren gesammter protoplasmatischer Inhalt zu 2 Sphäroiden sich contrahirt hatte, dehnten diese sich wieder aus, und vereinigten ihre peripherischen Protoplasmaschichten zu einem continuirlichen Wandbeleg der Zelle, während durch das Zusammentreten der kugeligen Protoplasmatropfen zu grösseren Massen, und durch das Hervorsprossen schlanker Stränge aus diesen das Strömungs-

1) Es ist Anwendung eines Immersionssystems nöthig, da das erkältete Deckglas in der Zimmerluft mit Reif oder Thau beschlägt.

2) Kühne, Protoplasma, Leipzig 1864, p. 101.

netz wieder hergestellt wurde. — Längeres Verweilen in einer Temperatur von oder wenig über 0° C. macht bei Tradescantia die Strömungsfäden in den Wandbeleg zurücktreten. Bei Cucurbita wird unter gleichen Verhältnissen das Protoplasma zu einem durch zahlreiche Vacuolen schaumigen Wandbelege. Nach 15—30 Minuten Aufenthalt in einer Temperatur von beiläufig + 18° C. stellt sich die normale Anordnung des Protoplasma zu einem Netzwerk von Strangen und die Strömung in denselben wieder her.

Rasche Erhöhung der Temperatur innerhalb der den Vegetationsprocess noch günstigen Gränzen wirkt auf die Bewegungen des Protoplasma wesentlich übereinstimmend mit rascher Abkühlung. Eine plötzliche Erwärmung des Wassers, in welchem eine Characee sich befindet, um beiläufig 10° C. macht die Strömung des Protoplasma auf einige Minuten bis auf eine Stunde stocken. So z. B. bei Erwärmung von 18 auf 27, von 27 auf 34, von 34 auf 40° C.[1]). Das Protoplasma von in einer Wasserschicht zwischen Glasplatten liegenden Haaren von Echalium agreste, welches bei + 16 — 17,5° C. lebhafte Strömung zeigte, fand ich nach 6—8 Minuten Verweilen in einem Raume von 40° C. starr und bewegungslos. Dabei hatte sich die netzartige Anordnung der Protoplasmastränge sehr vereinfacht. Erst nach halbstündigem bis zweistündigem Aufenthalte in der nämlichen Temperatur trat die Strömung des Protoplasma wieder ein und erreichte binnen wenigen Minuten die dieser hohen Temperatur zukommende Lebhaftigkeit. Ein solches Präparat, welches nach 12 Minuten Verweilen in + 40° C. sein Protoplasmanetz zu einer Ansammlung in der Gegend des Zellkerns, und 5 ziemlich dicken Balken vereinfacht hatte, und während 3½ Minuten keine Bewegung desselben erkennen liess, zeigte nach 1¾ Stunden weiteren Verweilens in einem constant auf + 40° C. erhaltenen Raum[2]) ein complicirtes Protoplasmanetz in lebhafter Strömung. Nach 18 Minuten längeren Aufenthalts im geheizten Raume wurden die Bewegungen sehr stürmisch. An vielen Protoplasmasträngen bildeten sich sphäroïdische Ansammlungen von Protoplasma, die bald zur Spindelform sich streckend, bald zur Kugelform sich zusammenziehend den Ort fortwährend änderten, scheinbar an den Strängen hingleitend. Einzelne solche Ballen schnürten sich von den zerreissenden Strängen ab, legten sich dann nach kürzerer oder längerer freier Bewegung an andere Stränge wieder an, und verschmolzen allmälig mit diesen. In diesem Zustande lebhafter Bewegung verharrte das Protoplasma 16 Min. lang, während es auf dem Tische des Mikroskops allmälig zur Zimmertemperatur von + 17,5° C. sich abkühlte. Jetzt aufs Neue in den, inzwischen auf + 45° C. geheizten Raum gebracht, zeigte es nach 3 Min. Verweilens in demselben das Protoplasmanetz in straffe, zahlreiche Balken geordnet, und völlig bewegungslos. Aber nach 17 Min. längerem Verweilens in dem auf 45° C. erwärmten Raume war die strömende Bewegung des Protoplasma wieder eingetreten. Sie war indess nicht lebhaft, und steigerte ihre Intensität erst, nachdem das Object 9 Min. auf dem Objectträger sich abgekühlt hatte. Das Präparat wurde nochmals in den warmen Raum gebracht, dessen Temperatur unterdessen auf + 47,5° C. gewachsen war. Nach 5 Min. war aufs Neue Wärmestarre eingetreten, welche nach 5 Min. Abkühlung unter dem Mikroskope in die, zunächst nur langsame, aber nach 5 Min. an Schnelligkeit rasch zunehmende, strömende Bewegung wieder überging. — Ein anderes Präparat, 6 Min. lang auf + 40° C. erhalten, zeigte das Netz des strömenden Protoplasma zwar vereinfacht, aber die Strömung sehr beschleunigt, die Fäden in der stürmischen Einziehung nach dem Kerne hin begriffen. Nach Abkühlung auf die Zimmertemperatur aufs Neue während 8 Min. der Temperatur von + 40° C. ausgesetzt, liess das Präparat in keiner seiner Zellen die strömende Bewegung mehr erkennen. Sie trat erst nach 1 St. 52 Min. weiteren Verweilens in dem constant auf + 40° C. erhaltenen Raume in zweien, und nach fernerer 1¼ Stunde in den übrigen (5) der besonders markirten Haarzellen

1) Dutrochet a. a. O. p. 777.

2) Einem in ein Wasserbad eingesenkten geschlossenen kupfernen Kessel, in dessen Raum, dicht an die Stelle, wo die Präparate lagen, die Kugel eines Thermometers reichte.

Digitized by Google

in normaler Weise wieder ein. Bei ferneren Versuchen der Erwärmung von + 16° C. auf constant + 40° C. betrugen die Fristen des Eintritts

der Erstarrung	der Dauer der Starrheit	der ersten Beobachtung der erneuten Stromung
7 Min.	weitere 8 Min.	weitere 72 Min.
7 „	„ 18 „	„ 55 „
5 „	„ 22 „	„ 37 „
5 „	„ 10 „	„ 22 „
5 „	„ 10 „	„ 25 „

Eine Umgestaltung des vorübergehend erstarrenden Protoplasma, eine Annäherung an diese klumpige Form durch Vereinfachung des Netzes und durch Dick- und Knotigwerden seiner Stränge oder die Umformung zu einem ziemlich gleich dicken Wandbeleg erfolgt auch beim plötzlichen Eintritt einer Temperatur, welche derjenigen oberen Grenze sich nähert, bei welcher der Vegetationsprocess überhaupt erlischt. Aber nur bei einer langsamen Steigerung der Wärme bis zu dieser Höhe geht dem Starrwerden und der Formänderung des Protoplasma jene Beschleunigung seiner Bewegungen voraus, welche durch allmäliges Anwachsen der Temperatur bedingt wird (S. 48). Das Protoplasma gelangt dann meistens zur Umformung in klumpige Massen, noch ehe es in den Zustand völliger Starre eintritt. Plötzliche Erwärmung auf den erforderlichen Grad lässt dagegen die Erstarrung eintreten, bevor eine sehr beträchtliche Umgestaltung des Protoplasma erfolgt ist. Erwärmt man Haare der Cucurbita Pepo auf dem Objectträger, im Wasser unter einem Deckglase, über der Spiritusflamme allmälig bis auf etwa + 42° C., »so bemerkt man zumeist eine Beschleunigung der strömenden Bewegung, häufig folgt darauf ein wahrer Tumult, indem grössere Protoplasmamassen sich rasch fortwälzen, die Fäden sich vorwiegend nach einer der grösseren sich bildenden Protoplasmamassen stürmisch hinziehen, bis endlich eine oder mehrere solcher Massen sich gebildet haben, die nun ruhig ohne irgend eine Bewegung an einer Stelle der Wandung liegen bleiben. In diesem Ruhezustande bleibt das Protoplasma, je nach dem Grade der Temperaturwirkung kürzere oder längere Zeit; dann beginnt an dem oder den Protoplasmaklumpen langsam die Bildung von Protuberanzen, die sich zu Fäden verlängern, nach und nach ein Netz bilden,« in welchem die charakteristische Strömung des Protoplasma wieder eintritt[1]). Haare dagegen, in welchen die Strömung bei einer Zimmertemperatur von ungefähr + 20° C. in vollem Gange war, zeigten nach 2 Minuten langem Eintauchen in Wasser, von + 47° C., das Fadennetz des Protoplasma noch in seiner früheren Form, aber jede Strömung oder sonstige Bewegung war verschwunden. Erst nach $1/4$ Stunde trat die Körnchenströmung wieder ein[2]). In feuchter Luft allmälig bis auf + 50,5° C. erwärmte und 10 Min. lang in dieser Temperatur erhaltene Zweige von Cucurbita und von Solanum Lycopersicum zeigten bei sofortiger mikroskopischer Untersuchung ihrer Haare »das Protoplasma in rascher Strömung, besonders bei Cucurbita war dieselbe äusserst lebhaft. In einer Haarzelle löste sich ein Klumpen Protoplasma von dem Hauptstrange ab, rotirte rasch innerhalb des Zellsaftes, contrahirte sich wie eine Amoebe, nahm verschiedene Formen an und legte sich endlich an einen rasch fliessenden Protoplasmafaden, mit welchem der Klumpen langsam verschmolz[3]).« In Haaren eines Zweiges von Cucurbita, der 25 Min. 50—51° C. ausgehalten hatte, war das Protoplasma theils in grosse wandständige Klumpen geballt, theils bildete es eine schaumige Masse mit zahlreichen Vacuolen. Nach vierstündigem Verweilen in 19—20° C. zeigten Haare desselben Präparats das Protoplasmanetz theils im Beginn der Hervorbildung aus den geballten Massen, theils vollständig wieder hergestellt und in Strömung begriffen[4]). Protoplasma, welches durch plötzliche Erwärmung auf einen hohen Grad zur Erstarrung gebracht wurde, zeigt in der Regel während der langsamen Wiederabkühlung bald nach Wiedereintritt der Bewegungen eine ähnliche stürmische Steigerung der-

1) Sachs in Flora 1864, p. 65. 2) Sachs a. a. O. p. 67. 3) Sachs a. a. O. p. 67. 4) Sachs a. a. O. p. 68.

Digitized by Google

selben, wo sie bei langsamerer Erwärmung in der Nähe der Erstarrungstemperatur eintritt. Haare mit strömendem Protoplasma von Cucurbita oder Ecbalium, welche ich aus der Zimmertemperatur von + 16—17° C. plötzlich in einen auf + 45° C. erwärmten Raum gebracht (in ein in das Wasserbad eingesenktes kupfernes Luftbad), und 3, 5, 6, 10—20 Min. darin belassen hatte, zeigten mir in den meisten Fällen die Vereinfachung des Netzwerkes desselben zu wenigen, theils sehr dicken, theils sehr feinen und hyalinen Strängen, die 4 Minuten bis 2 Stunden nach Beginn der Abkühlung auf die gewöhnliche Zimmertemperatur aufs Neue zu einem complicirten Netze dadurch sich umzugestalten begannen, dass die Stränge, auch die dünnen, stellenweise sphäroïdische Auftreibungen erhielten, indem nach diesen Orten hin ein Theil der Substanz des Protoplasma sich rasch bewegte; dass dann aus den dickeren Strängen und den kugeligen Anschwellungen mässig lange, am Ende keulig angeschwollene Hervorragungen sprossten, die zum Theil sofort wieder eingezogen wurden, zum Theil aber auch zu neuen Strömungsfäden sich verlängerten, sich verzweigten, mit anderen ähnlichen Fäden anastomosirten, und so ein complicirtes Netzwerk wieder herstellten, in dessen Strängen schon während seines Wiederaufbaues die Hin- und Herströmung mit ungewöhnlicher Lebhaftigkeit eintrat. Alle jene Gestaltänderungen geschehen mit vieler Schnelligkeit. Die sphäroïdischen Auftreibungen veränderten rasch den Ort, so dass sie an den sie tragenden Strängen hin- und herzu rücken schienen. Sie änderten fortwährend die Form, aus der spindelförmigen zur kugeligen und umgekehrt; und erst nach längerer Dauer (bis 12 Minuten) solcher Bewegungen wurde die Bildung der Protoplasmastränge wieder die normale. In mehrern Fällen traten solche sphäroïdische Anhäufungen von Protoplasma ganz ausser Zusammenhang mit dem Faden des Stromnetzes, und bewegten sich bis zu 2 Minuten lang in der Zelle frei, bis sie wieder an einen Theil des zusammenhängenden Protoplasmanetzes herantraten und mit diesem in einander flossen. In manchen Zellen der nämlichen Präparate verwandelte sich das bewegliche Protoplasma beim Eintritt der Wärmestarre in einen schaumigen Wandbeleg; die Umgestaltung desselben bei der Abkühlung zu einem Strömungsnetze geschah dadurch, dass die Substanz der die einzelnen Vacuolen trennenden Protoplasmaplatten nach den Berührungskanten je zweier oder dreier solcher Platten sich hinbewegte, so dass die Räume der einzelnen Vacuolen mit einander in offene Communication traten, während die zu Strängen zusammengeflossene Substanz der bisherigen Scheidewände sehr beträchtlich sich streckte. Es scheint, dass die Modificationen der Formenänderung des in der Wärme erstarrenden Protoplasma der Cucurbitaceenhaare zum Theil auf Unterschieden des Alters der betreffenden Zellen beruhen. Der letzte Fall tritt vorwiegend bei der Basis der Haare ferneren, abgelebteren Zellen ein. — Die Zeit, nach deren Ablauf die Strömung in dem bei + 45°C. wärmestarr gewordenen Protoplasma der Haare von Ecbalium wieder eintritt, steht in keinem erkennbaren Verhältnisse zu der Dauer der Einwirkung jener erhöhten Temperatur. Individuelle Unterschiede der Lebhaftigkeit des Vegetationsprocesses mögen hier einwirken. Es betrug beispielsweise die Dauer der Erwärmung

auf + 45° C.		die Frist vom Beginn der Abkühlung auf die Zimmertemperatur von + 16—17° C. bis zum Eintritt der Bewegung	
a	3 Min.	5 Min.	
b	4 ,,	9 ,,	
c	5 ,,	7 ,,	
d	5 ,,	2 ,,	
e	6 ,,	5,5 ,,	
f	7 ,,	53 ,,	
g	20 ,,	4 ,,	(und wird sofort sehr lebhaft).

Wurde das Protoplasma bei nur + 40° C. wärmestarr, so erfolgt der Eintritt der Wiederbeweglichkeit auch nicht merklich schneller. Jene Fristen stellten sich hier z. B. auf

Digitized by Google

a'	5 Min.	8 Min.
b'	5 ,,	7 ,,
c'	10 ,,	6 ,,
d'	10 ,,	10 ,,
e'	12 ,,	3½ ,,

Bei schneller Erwärmung der Brennhaare von Urtica auf + 40° C. und darüber sah Max Schultze[1]) häufig aus dem glatten Contur, welcher das wandständige Protoplasma gegen die axile Vacuole besitzt, kugelige, keulenförmige und fadenartige Fortsätze hervorgetrieben werden, deren feinste oft eine schlängelnde oder wie tanzende Bewegung zeigten. Bei der Abkühlung verschwanden sie allmälig wieder und es trat die normale strömende Bewegung des Protoplasma wieder ein. Die rasche Erwärmung der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica auf die nämliche Temperatur bringt bei einer Einwirkung von etwa 6 Minuten das Auftreten kugeliger Anschwellungen an den sehr dünn werdenden Strömungsfäden hervor[2]), die kugeligen Anschwellungen rücken in gleitender Bewegung an den Fäden hin und her. Einzelne schnüren sich durch Zerreissen der Strömungsfäden ab und bewegen sich langsam, amoebenartig in der Vacuolenflüssigkeit. Nach 30 Minuten beginnt das Strömungsnetz sich wieder herzustellen, nach 8 Stunden wurde dasselbe in vollständiger Ausbildung wieder beobachtet[3]). Ich sah nach 15 Minuten Verweilens zwischen Glasplatten der Staubfadenhaare von Tradescantia in einer Temperatur von + 47° C. das bewegliche Protoplasma theils zu kugeligen, freien oder durch dünne Fäden verbundenen Klumpen geballt, theils mit dem Wandbeleg vereinigt, durchwegs strömungslos. Nach 20—35 Minuten war das Protoplasma noch starr, seine Anordnung unverändert. Erst nach 55 Min. bis 1 Stunde 50 Minuten war das Protoplasmanetz wieder angelegt, und erst nach einer weiteren Stunde wurden deutliche Strömungen in demselben beobachtet. Nach Einbringung von Tradescantiablüthenknospen (in deren Staubfadenhaaren zuvor die strömende Bewegung constatirt worden war) aus der Zimmertemperatur in einen auf 50° C. erwärmten Raum sah ich, nach 10 Minuten Aufenthalt in dieser Wärme, in allen darauf untersuchten sehr zahlreichen Haarzellen die Stränge beweglichen Protoplasmas verschwunden, und nur einen Wandbeleg aus Protoplasma vorhanden. Offenbar hatte sich die Substanz der Stränge in diesen zurückgezogen. Aber schon 15 Minuten nach dem Beginn der Abkühlung stellte das Strömungsnetz sich wieder her, indem aus der Innenfläche des Wandbelegs schlank-keulenförmige Hervorragungen sprossten, die zu Fäden sich verlängerten.

Der constante elektrische Strom ist ohne Einfluss auf die Bewegungserscheinungen des Protoplasma. Um eine entrindete Charenstammzelle mit strömendem Protoplasma wurde ein schraubenlinig gewundener Draht gelegt, dessen Windungen den Reihen von Chlorophyllkörnern parallel waren. Die Durchleitung des constanten Stroms einer starken Säule von 10—30 Elementen blieb ohne Wirkung, gleichviel ob die Achse der Drahtwindungen der Achse der Charenzelle parallel oder zu ihr senkrecht war[4]). Dagegen wirkt der Schliessungs- oder Oeffnungsschlag der galvanischen Kette auf das Protoplasma gleich einer vorübergehenden Quetschung, einem schroffen Temperaturwechsel. Der Schliessungsschlag einer Kette unterbricht bei genügender Intensität die Strömung des Protoplasma der Chara auf kurze Zeit, gleichviel in welcher Richtung der Strom durch die Zelle geht. Im constanten Strome stellt sich dann die Strömung mit ihrer ursprünglichen Geschwindigkeit wieder her[5]). Die Bewegungen des Protoplasma der Brennhaare von Urtica werden von den Schlägen des Inductionsapparates unterbrochen; bei kräftiger und hinreichend lang dauernder Einwirkung für immer, bei kürzerer vorübergehend. Die erste Veränderung, die man nach Schliessung des Kreises für nur eine oder einige Secunden, nach der Ertheilung einer kurzen Reihe von Schlägen an das Haar wahrnimmt, besteht in der Regel in dem Auftreten einer grösseren oder geringeren Menge von Fäden verschiedener, oft äusserst geringer Dicke, welche von der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbelegs in die Vacuolenflüssigkeit hineinreichen. An ihrem Ende tragen sie eine grössere oder kleinere

1) Protoplasma, Leipzig, 1863, p. 48. 2) Schultze a. a. O. 3) Kühne, Protoplasma, p. 103.
4) Becquerel in Comptes rendus 1837, II, p. 784. 5) Becquerel a. a. O. p. 787.

Anschwellung, und man sieht sie in einer fortwährend bald schwächeren, bald stärkeren zitternden oder schlängelnden Bewegung begriffen. Bisweilen sieht man neben den Fäden auch stärkere keulenartige Gebilde hervortreten. Hatte die Einwirkung der Ströme einen gewissen Grad nicht überstiegen, so kann das Fliessen des Protoplasma noch eine Weile fortdauern; ja es kommt häufig vor, dass die Fäden und Keulen wieder verschwinden und die normale Anordnung des Protoplasma wieder hergestellt ist. Bisweilen geschieht es nur in der Basis des Haares, während in dessen Spitze das Protoplasma klumpig wird und dauernd bewegungslos bleibt. Dieselbe dauernde Bewegungslosigkeit tritt ein bei allgemein heftigerer oder länger andauernder Einwirkung der Inductionsströme[1]). Die Strömungsfäden des Protoplasma der Tradescantiahaare werden unter dem Einfluss stärkerer elektrischer Schläge deutlich varicös. An den Fäden sammelt sich ein Theil des Protoplasma zu sphäroidischen Tropfen an[2]). Waren die Schläge nicht allzukräftig, so tritt nach einiger Zeit normale Anordnung und Strömung des Protoplasma wieder ein[3]). Liegen die Tradescantiahaarzellen zwischen sehr spitzen Elektroden (feinen Staniolspitzen von 1 Mm. Entfernung, die mit Ausnahme der Enden mit einer Lösung von Mastix in Chloroform bestrichen sind), und werden so die Ströme grösster Dichte allein durch ein beschränktes Stück der Zellen geleitet, so stocken bei Anwendung einzelner Inductionsschläge die Bewegungen in den Protoplasmasträngen nun in einer Ausdehnung von etwa einem Viertel der ganzen Zellenlänge unter Bildung von Klumpen und Kugeln. Die veränderte Stelle befindet sich immer zwischen den Elektrodenspitzen, während die übrigen Theile der Zelle Anordnung und Strömung des Protoplasma unverändert zeigen; gleichviel ob sie in der Mitte oder an den Enden lagen[4]).

§ 11.

Mechanik der Protoplasmabewegungen.

Die Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzen sind in aller Mannichfaltigkeit der äusseren Erscheinung wesentlich gleichartig.

Die Substanz, an und in der sie erfolgen, ist überall in der Hauptsache von übereinstimmender Beschaffenheit: ein Körper aus der Reihe der Colloïde, in seinem Aggregatzustande in der Mitte stehend zwischen dem festen und dem flüssigen. Verschiedenheiten der einzelnen Fälle beziehen sich nur auf Nebenumstände: grösseren oder geringeren Wassergehalt und damit zusammenhängende geringere oder grössere Dichtigkeit; einen höheren oder niederen Grad der Veränderlichkeit der äusseren Form, der Beweglichkeit der einzelnen Theile, Abweichungen der Färbung. Die Beweglichkeit setzt allerwärts sehr ähnliche, annähernd gleiche äussere Verhältnisse voraus: reichliche Zufuhr von Wasser, Zutritt von Sauerstoff, eine Temperatur innerhalb bestimmter, nicht weit auseinander liegender Gränzen. Diese durchgreifende Gemeinsamkeit in den Bewegungserscheinungen des Protoplasma bedingt, dass eine Zerlegung der Erscheinung in Einzelvorgänge, eine Erklärung ihrer näheren Ursachen alle bekannten Modificationen derselben umfasse.

Jeder Versuch, eine Vorstellung über die Mechanik der Bewegungserscheinungen des Protoplasma zu gewinnen, setzt nothwendig die Annahme einer Or-

1) Brücke in Sitzungsber. Wiener Acad. 46, 1862, p. 2. Die Beobachtungen sind wiederholt durch Max Schultze, Protoplasma, p. 45.

2) Heidenhain, Studien physiol. Inst., Breslau 2, 1861, p. 66. Max Schultze a. a. O. p. 45.

3) Heidenhain a. a. O. 4) Kühne, Protoplasma, p. 98.

Digitized by Google

ganisation des Protoplasma voraus: eines eigenartigen Baues derselben, welcher von dem Aggregationszustande breiartiger oder flüssiger anorganischer Körper wesentlich abweicht. Sei diese Annahme ausdrücklich ausgesprochen oder stillschweigend vorbehalten, — sie ist unerlässlich. Denn in flüssigen oder halbflüssigen nicht organisirten Körpern sind die Moleküle der Substanz nicht nach allen Richtungen gleich leicht verschiebbar. Die Beobachtung lehrt aber sofort, dass im lebenden und beweglichen Protoplasma diese Verschiebbarkeit in bevorzugten Richtungen die in anderen Richtungen überwiegt, dass die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker einander adhäriren als nach anderen. Nur scheinbar ist die hyaline Grundmasse des Protoplasma eine homogene Substanz; nur die Unvollkommenheit der gegenwärtig noch uns zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel hindert die Erkennung einer bestimmten Structur desselben, die aus seinen Gestaltänderungen und Strömungsbewegungen unvermeidlich gefolgert werden muss.

Die Erwähnung der Versuche, als nächste Ursache gewisser einzelner Bewegungserscheinungen des Protoplasma ausserhalb, nicht innerhalb desselben wirkende Kräfte aufzufinden, hat kaum noch ein Interesse. So z. B. die Vermuthung, ein die Innenwand der Zelle bekleidender Ueberzug schwingender Wimpern verursache die Bewegungen bei Closterium[1]: — oder die, elektrische Spannungen zwischen den parallelreihig geordneten Chlorophyllkörnern seien die Ursache der Strombewegung des Protoplasma in den Zellen der Characeen[2]. Es ist schon oben hervorgehoben, dass die Protoplasmabewegungen unter sich so wesentlich gleichartig sind, dass jeder Erklärungsversuch von vorn herein für verfehlt gelten muss, der nicht alle bekannten Fälle begreift. Eine nähere Erörterung verdient die Ansicht, welche die körnigen Einlagerungen des Protoplasma für den Sitz der bewegenden Kraft hält. Von einigen Fällen auffallend lebhafter Brown'scher Körnchenbewegung (Tanzbewegung, sogenannter Molekularbewegung) ausgehend, und gestützt auf die Wahrnehmung, dass die Schnelligkeit der im Protoplasma sich fortbewegenden Körper innerhalb der nämlichen Zelle häufig eine sehr verschiedene ist, gelangte Meyen[3] zu der Annahme, dass die Bewegung, zum Theil wenigstens, von den Körnchen ausgehe, »dass diese in sich selbst die Ursache der Bewegung entwickeln können, und nicht immer vom Zellsafte mechanisch mit fortgeführt werden.« Die Meyen selbst nicht unbekannt gebliebenen Ortsveränderungen körnchenfreien Protoplasmas, der bei der Abzweigung neuer Protoplasmastränge von alten in complicirten Strömungssystemen, z. B. in denen der Staubfadenhaare von Tradescantia mit grösster Deutlichkeit hervortreten; die rasche Fortführung anderwärts ruhender oder nur der langsamsten Lagenveränderung fähiger Körper durch Strömungen körnchenlosen oder feinstkörnigen Protoplasmas, wie des Zellkerns in jungen Charenzellen, der Chlorophyllkörper und des Zellkerns in den inneren Blattzellen von Vallisneria, in den Haaren von Cucurbitaceen, sprechen so entscheidend gegen diese Ansicht Meyens, dass dieselbe auch dann nicht einen Anhänger gefunden hat, als durch die nach Meyen erst gemachte Beobachtung der Gegenläufigkeit relativ grosser Körnchen in äusserst dünnen Protoplasmasträngen[4] ihr eine neue Stütze geliefert zu werden schien.

Alle Forscher, die mit den Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzen, und denen der im Thierreiche in weiter Verbreitung vorkommenden, in allen wesentlichen Eigenschaften ihm gleichartigen Substanz sich neuerdings beschäftigt haben, sind einstimmig darin, dem Protoplasma Contractilität zuzuerkennen. In Contractionen der halbflüssigen Grundmasse des Protoplasma wird die Ursache seiner Bewegungen gesucht. »Die Bewegung der Protoplas-

1) Focke, Physiol. Studien, 1. 2) Amici.
3) System der Pflanzenphysiol. II, p. 235, p. 256.
4) Unger, Anat. u. Physiol. d. Pfl. Pesth 1855, p. 280; Max Schultze im Archiv f. Anat. u. Phys. 1858, p. 336.

Digitized by Google

masubstauz in ihrer normalen Form ... verhält sich ganz wie eine in fortschreitender Contraction und Expansion befindliche Substanz. — Alles ... deutet darauf hin, dass das Protoplasma nicht als eine flüssige, sondern als eine halbflüssige contractile Substanz angesehen werden müsse, die der thierischen Sarcode zunächst vergleichbar ist, wo nicht als identisch mit dieser zusammenfällt[1]. »Wir können nicht anstehen, als Ursache der Körnchenbewegung im Protoplasma der Pflanzen Contractilität anzusehen«[2]. Als wesentlichen Grund für die Bezeichnung des Protoplasma als einer contractilen Substanz (ein Ausdruck der von der Zusammenziehung gereizter Muskeln hergeleitet ist), wird allseitig die angebliche Reizbarkeit des Protoplasma hervorgehoben: »Reize niederer Art, wie Wärme, Elektricität, chemische Agentien, wirken erregend auf den Saftstrom«[3]. Dieser Ausspruch, Contractilität des Protoplasma sei die Ursache der Bewegungen desselben, ist mehrdeutig und bedarf einer näheren Präcisirung. Es kann das Verhältniss dahin aufgefasst werden, dass innerhalb des geformten Protoplasma eine Flüssigkeit sich befinde, welche diejenigen Körnchen suspendirt enthält, deren Ortsveränderungen auf Strömungen im Protoplasma schliessen lassen; und dass diese Strömungen durch Zusammenziehungen der peripherischen Theile des Protoplasma hervorgerufen werden, welche auf die eingeschlossene Flüssigkeit einen Druck üben. Einen sehr schroffen Ausdruck hat diese Auffassung durch Hartig erhalten[4]; einen dadurch besonders anmuthenden, dass er von der Voraussetzung ausgeht, die eigenthümliche Organisation des Protoplasmas, die Gränzlinien zwischen den contractilen und passiv bewegten Theilen ausserhalb der Gränze des mikroskopischen Sehens zu verlegen, durch Brücke[5]; daselbst: »in den sogenannten Protoplasmasträngen in den Brennhaaren der Nessel haben wir es mit einem lebendigen contractilen Zellenleibe, einem Elementarorganismus zu thun, in welchem eine körnerreiche Flüssigkeit fortbewegt wird. Wenn man bei starker Vergrösserung das Mikroskop so einstellt, dass die Mittelebene des Haares sich in deutlichem Sehen befindet, so unterscheidet man am leichtesten die eigenen Bewegungen des Zellenleibes von denen der körnerreichen Flüssigkeit, welche in ihm strömt. Man sieht dann seinen optischen Längsschnitt, und einerseits die Körnchen, die sich in ihm fortbewegen, andererseits die Wülste, die er gegen die Intracellularflüssigkeit austreibt; man sieht, wie sie wachsen, wie sie ihren Ort verändern und wieder vergehen. Man wird sich durch das Fortrücken des Wulstes nicht täuschen lassen zu glauben, dass das sogenannte Protoplasma fliesse, . . . selbst nicht, wenn ein singulär gebildeter Theil desselben durch das ganze Sehfeld fortrückt. Ich habe solche Theile verfolgt und gefunden, dass sie endlich stille stehen und dann langsam wieder gegen ihren früheren Ort zurückkehren. Die Bewegung war kein Fliessen, sie war nur eine Folge der Contractilität. Ich kann nicht sagen, ob diese Contractionen die einzige Ursache der Bewegung der körnerreichen Flüssigkeit im Zellenleibe sind, aber dass sie auf dieselbe einen wesentlichen Einfluss üben müssen, versteht sich wohl von selbst.« Ebenso Heidenhain[6].

Wir können aber zweitens die Contractilität des beweglichen Protoplasmas uns so vorstellen, als ob seine Masse, analog dem Verhalten eines sich zusammenziehenden Muskels, die Fähigkeit besässe, die Anordnung ihrer kleinsten Theilchen in der Art zu ändern, dass dieselben vorübergehend nach einer anderen Richtung des Raums sich gruppiren, um weiterhin zu der früheren zurückzukehren. Die Strömungsbewegung der eingeschlossenen Körnchen wäre dann nur eine scheinbare; hervorgerufen dadurch, dass die ganze die Körnchen enthaltende Substanz unter Verschiebung ihrer Masse zeitweilig den Ort ändert, ähnlich wie ein gespannter Kautschukstreifen, wenn eines oder beide seiner Enden losgelassen werden. Diese Vorstellungen finde ich zwar nirgends mit Entschiedenheit ausgesprochen. Sie hat aber offenbar nichts Widersinniges. Für die Bewegungen des Protoplasma in wechselnden Richtungen und in veränderlichen Bahnen bedarf sie nur der bei jedem Erklärungsversuch den Gestaltände-

1) Unger, Anat. u. Phys. d. Pfl., Pesth 1855, p. 282. 2) M. Schultze, Protoplasma, p. 50.
3) Unger a. a. O., vergl. auch M. Schultze a. a. O., Kühne, Unters. üb. d. Protopl., p. 96.
4) Bot. Zeit. 1855, p. 164. 5) Sitzungsb. Wiener Akad. 44, 2, p. 381; 46, 2, p. 1.
6) Studien des physiol. Instit. Breslau, 2, 1862, p. 67.

Digitized by Google

rungen beweglichen Protoplasmas unabweisbaren Hülfshypothese des Auftretens neuer Gestaltungstriebe an bestimmten Punkten der Masse: für die in stetig gleicher Richtung erfolgende Bewegung des Protoplasma in constanten Bahnen der Hülfshypothese einer stetigen Ortsveränderung der bewegten Protoplasmaschicht in Richtung des Gleitens der Körnchen: einer Rotation der bewegten Protoplasmamasse innerhalb der relativ ruhenden peripherischen Schicht.

Beide Hypothesen trifft aber der Vorwurf, dass sie die zu erörternde Erscheinung nur umschreiben, nicht erklären. Die Contractilität des Protoplasma, welche beide voraussetzen, ist ein unbestimmter Begriff; die Contraction des Protoplasmas ein Vorgang, auf dessen Mechanik die Hypothese gar nicht eingeht. In vollem Maasse gilt dies von der zweiten, obendrein überkünstlichen, während von der ersteren zugegeben werden muss, dass sie bemüht ist, das Phänomen in zwei getrennte Momente zu zerlegen, deren zweites vom ersten ursächlich bedingt ist. Diese Anschauung, dass »im Innern des Protoplasmas eine körnerreiche Flüssigkeit ströme, welche durch die Contractionen des Protoplasmas in Bewegung gesetzt werde,« — ist zwar durchführbar auch nach Zugeständniss der Thatsache, dass alle Theilchen des Protoplasma leicht gegen einander verschiebbar, flüssig seien. Denn es bedarf nur der Annahme einer geringen Differenz dieser Verschiebbarkeit, einer stellenweis grösserer Cohäsion der Theilchen, um aus Contractionen der zäheren Massen Bewegungen der eingeschlossenen leichtflüssigern abzuleiten. Aber wie, mittelst welches Mechanismus, geschehen diese Contractionen? — Doch es ist die weitere Erörterung dieser Vorstellung ganz unnöthig. Sie steht im Widerspruch mit einer leicht zu constatirenden Grunderscheinung der Protoplasmabewegung: mit der Thatsache, dass beim Eintritt einer Strömung in einer zuvor ruhenden Protoplasmamasse die Bewegung in einer, dem Ziele derselben entgegengesetzten Richtung sich fortpflanzt, dass in die begonnene Bewegung nur solche Theile des bis dahin bewegungslosen Protoplasmas ergreift, welche den zuerst in Strömung gerathenen von rückwärts angränzen (S. 17 und 38). Dies ist absolut beweisend gegen die Zulässigkeit der Annahme, dass eine Zusammenziehung der peripherischen Schicht der Protoplasmamasse die Ursache sei, welche die körnerreiche innere Substanz des Protoplasma vorwärts treibt. Denn in diesem Falle müsste die Fortpflanzung der Bewegung von hinten nach vorn vor sich gehen; nicht von vorn nach hinten, wie dies die Beobachtung überall zeigt. Der Beweis ist so bündig, dass es unnöthig wird, die Schwierigkeit und Künstlichkeit der Anwendung der Hypothese auf zahlreiche Einzelfälle mit Ausführlichkeit hervorzuheben. Es sei nur andeutungsweise daran erinnert, dass häufig in Ortsveränderung begriffene feste Einlagerungen des Protoplasma mit einem Theile ihrer Masse, scheinbar ganz frei, aus demselben hervorragen; — dass häufig Strombahnen entgegengesetzter Richtung dicht neben einander verlaufen; — dass von manchem beweglichen Protoplasma Körper von relativ sehr bedeutender Grösse und Masse mit fortgeführt werden; — dass bei künstlicher Contraction des protoplasmatischen Inhalts langgestreckte Zellen, deren bewegliches Protoplasma in stetig gleicher Richtung rotirt, in mehrere Ballen, innerhalb eines jeden der in einer Längsreihe liegenden Sphäroïde, zu welchen der Zelleninhalt sich zusammenzog, ein besonderer Kreislauf des Protoplasma gleich im Momente der Bildung sich herstellt (S. 32); — dass die Knickung, die Unterbindung, und die örtliche Verstopfung des Lumens durch unbewegliche Inhaltskörper langgestreckter Charenzellen gleichfalls, und in vielen Fällen sofort, zur Bildung zweier gesonderter Rotationssysteme des Protoplasma führt (S. 50). Die letzterwähnten Erscheinungen veranschaulichen in schlagender Weise, wie sehr gering die Cohäsion des beweglichen Protoplasmas ist. Das Streben des von der Contactwirkung der Zellhaut frei gemachten Zelleninhalts, die Gestalt sphärischer Tropfen anzunehmen, genügt zur Aufhebung des Zusammenhanges einer lebhaft strömenden Protoplasmaschicht. — Stränge von auf Glasplatten entwickelten Plasmodien des Didymium Serpula, von Physarum sp., in denen die lebhaftesten Bewegungen stattfinden, können dadurch gedehnt, ja zerrissen werden, dass man über die mässig geneigte Unterlage einen dünnen Strom von Wasser gehen lässt. Offenbar unterscheidet sich der Aggregatzustand auch der dichtesten Parthieen solchen Protoplasmas nur wenig von dem einer tropfbaren Flüssigkeit. Die äusserst geringe Cohäsion der Hautschicht

Digitized by Google

leichtflüssiger Plasmodien, namentlich an den im Wachsen begriffenen Rändern, lässt mir auch die Auffassung de Bary's nicht annehmbar erscheinen, welcher die Strömung, insbesondere die abwechselnde Umkehrung eines und desselben Stromes, durch wechselnde Contraction und Expansion der Hautschicht an den Enden des Protoplasma zu Stande kommen lasst[1]). Bei den Expansionen müsste der Druck der Atmosphäre überwunden werden, wenn sie saugende Wirkung üben sollen.

Auch der leichtflüssigste Zustand eines beweglichen Protoplasmas ist kein Hinderniss dafür, dass innerhalb seiner Masse, von bestimmten Punkten derselben aus, auf deren übrige Theile Kräfte mit Energie einwirken und Form- wie Ortsveränderungen veranlassen können. Analoge Erscheinungen treten bei der Diffusion einer Flüssigkeit in einer anderen, leicht mit ihr mischbaren ein. Zur Versinnliehung solcher Vorgänge sei an eine Reihe von Beobachtungen erinnert, die an nicht organisirten, tropfbaren Flüssigkeiten angestellt sind, und deren Gegenstand durch äussere Aehnlichkeit der Erscheinungen zum Vergleiche mit den Bewegungen des Protoplasma einladet. E. H. Weber[2]) zeigte, wie Lauf, Geschwindigkeit und Verhältniss zur Oberflächenattraction der bei unvollständiger Mengung von Aikohol und Wasser entstehenden Diffusionsströme aufs Deutlichste durch Zusammenbringen eines Tropfens mit Gummigutt verriebenen Wassers, mit einem Tropfen Aikohol zwischen zwei Glasplatten, und Beobachtung der eintretenden Erscheinungen unter dem Mikroskop zur Anschauung gebracht werden können. Derselbe legte ferner dar, dass bei allmäligem Eintrocknen eines Tropfens alkoholischer Harzlösung auf einer Glasplatte mikroskopisch wahrnehmbare Circulationsströme entstehen, die in manchen Stücken an Bewegungserscheinungen des Protoplasma erinnern.

Zum Ausgangspunkte einer, mit den bekannten Thatsachen nirgends im Widerspruch stehenden Hypothese über die Mechanik der Protoplasmabewegungen möge die Thatsache der Veränderlichkeit der Imbibitionsfähigkeit des lebenden Protoplasma für Wasser dienen. Geringfügige äussere Einwirknngen, wie leichte mechanische Verletzungen, rascher Temperaturwechsel, verringern diese Imbibitionsfähigkeit auch in dem ruhenden protoplasmatischen Wandbeleg lebhaft vegetirender Zellen. Er sinkt auf einen kleineren Raum zusammen, ohne seine Gestalt wesentlich zu ändern (S. 9), ein Vorgang, der nur mittelst Ausstossung von Wasser, mittelst Verringerung seiner Capacität für Wasser zu Stande kommen kann. Es kommen in vielen Fällen spontane, periodische Aenderungen des Wassergehalts des Protoplasma vor. Sie sind nachweislich bei solchem Protoplasma, welches contractile Vacuolen enthält (S. 14); nachweislich in den raschen Aenderungen der Dehnbarkeit identischer Stellen der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Inhalts von Zellen (S. 15). Bei Anwesenheit mehrerer contractiler Vacuolen in derselben Zelle geschehen deren Contractionen in bestimmter Ordnung und in bestimmter, rhythmischer Aufeinanderfolge (S. 15). Ein periodisch sich steigerndes und wieder abnehmendes Vermögen der Wasseraufnahme kommt ferner unzweifelhaft einer anderen organisirten pflanzlichen Substanz zu: denjenigen festen, elastischen Zellmembranen, welche an der Zusammensetzung der Bewegungsorgane complicirter gebauter Pflanzen betheiligt sind[3]). Diese Thatsachen leiten zu der Vorstellung, dass im beweglichen Protoplasma bestimmte, mikroskopisch nicht unterscheidbare Theile desselben periodisch eine gesteigerte Capacität für Wasser erlangen, auf welchen Zustand eine Verringe-

1) de Bary, die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 47, p. 50.
2) Sitzungsber. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., math. phys. Cl. 1854, p. 57.
3) Hofmeister in Flora 1862, p. 467.

Digitized by Google

rung dieser Capacität, und damit eine Ausstossung eines Theiles des zuvor aufgenommenen folge. Diese periodischen Aenderungen des Wassergehalts mögen in verschiedenen Theilchen des Protoplasma zu ungleichen Zeiten eintreten. Dann wird die, von den ihre Capacität für Wasser verringernden Parthieen ausgeschiedene Flüssigkeit zu den Parthieen sich hinbewegen, deren Imbibitionsfähigkeit im Zunehmen begriffen ist. — Die Beobachtung zeigt, dass jede Aussenfläche einer organisirten Protoplasmamasse dem Eintritte und dem Durchgange von Flüssigkeiten einen gewissen Widerstand entgegensetzt, einen Widerstand, der durch mechanische Zerstörung der bisherigen Anordnung des Protoplasma sofort aufgehoben wird. Hieraus folgt, dass eine Organisation des Protoplasma bestehen muss, vermöge deren bestimmte Theile desselben dem Eintritt von Wasser grösseren Widerstand leisten, als andere. Es ist wohl begreiflich, dass bei Aenderungen der Imbibitionsfähigkeit für Wasser gewisser Portionen der Masse des Protoplasma die an Wassercapacität wachsenden bereitwilliger und leichter das von den an Wassercapacität sinkenden ausgestossene Wasser aufnehmen, als Flüssigkeit aus etwa vorhandenen intracellularen Vacuolen, oder als Wasser, welches von aussen her an die peripherische Schicht des Protoplasma tritt.

Die zur Zeit allgemein geläufige Vorstellung der molekularen Constitution von Lösungen und Quellungszuständen betrachtet jedes Molekül fester Substanz als umgeben von einer Hülle aus Flüssigkeit. In Zuständen grösseren Wassergehalts eines Colloïds, eines der Quellung mit Wasser fähigen Körpers sind diese Wasserhüllen von grösserer Mächtigkeit, als bei geringerem Wassergehalte. Wenn ein der Imbibition von Wasser fähiger Körper seine Capacität für Wasser verringert, so nimmt die Mächtigkeit der Wasserhüllen ab, und die Moleküle rücken näher aneinander. Umgekehrt bei Zunahme der Wassercapacität. Gränzt ein Molekül, dessen Wassercapacität abnimmt, an ein solches, dessen Imbibitionsfähigkeit wächst, so erfolgt — beide Moleküle vom Einfluss anderer Kräfte frei gedacht — eine Annäherung beider. Denn die Entfernungen der Mittelpunkte d zweier isodiametrischer Körper gleichen Volumens v, von denen der eine an Volumen verliert, während der andere das gleiche Maass an Volumen a gewinnt, betragen vor dieser Volumenänderung $d = \frac{2\sqrt[3]{v}}{2}$; nach demselben $d^1 = \frac{\sqrt[3]{v+a} + \sqrt[3]{v-a}}{2}$, wobei nothwendig $d > d^1$. Wenn vier im Uebrigen freie, von Wasserhüllen umgebene Moleküle veränderlicher Wassercapacität in linearer unlösbarer Verbindung stehen; wenn ihre Entfernung von einander durch die Mächtigkeit der sie umgebenden Wasserhüllen bedingt ist, und wenn die beiden Endmoleküle der Reihe v^1 und v^4 in ihrer Wassercapacität stationär bleiben, das zweite Molekül v^2 an Imbibitionsfähigkeit zu, das dritte v^3 abnimmt, so wird zwar der Mittelpunkt von v^2 durch die Zunahme der Hüllendicke von v^2 etwas vom Centrum von v^1 entfernt, und wenn $a < \frac{v}{2}$, so geschieht das Nämliche auch noch für den Mittelpunkt von v^3, trotz der Verringerung des Durchmessers von v^3; der Mittelpunkt von v^4 aber wird an den von v^1 um eine beträchtlichere Grösse herangerückt. Die Endpunkte der Reihe nähern sich, und zwar wird v^4 nach v^1 hin bewegt, denn es fliesst das von v^3 ausgestossene Wasser nach v^2 hin um die Mächtigkeit der Wasserhülle von v^2 zu vermehren. Wenn umgekehrt v^3 an Wassercapacität

Digitized by Google

zu- und ν^2 daran abnimmt, so wird der Endpunkt der Reihe ν^1 nach ν^4 hin bewegt.

Wird diese Vorstellung auf längere, nach allen Richtungen des Raumes geordnete Reihen wasserumhüllter Moleküle übertragen, so genügt sie vollständig zur Versinnlichung der Mechanik des in veränderlichen Richtungen und Bahnen fliessenden Protoplasmas. In ihrer Imbibitionsfähigkeit stationär sind solche Moleküle des Protoplasma, welche sich im gegebenen Zeitpunkte im Zustand der Sättigung mit Wasser befinden, und ihr Vermögen der Wasseraufnahme zunächst weder vermehren noch vermindern. Angränzende Moleküle zunehmender Imbibitionsfähigkeit werden auf jene stationären nur dann Einfluss üben, einen Theil des Imbibitionswassers denselben zu entziehen vermögen, wenn nicht gleichzeitig von anderen benachbarten, in Verminderung der Capacität für Wasser begriffenen Molekülen aus den an dieser Capacität zunehmenden die Menge von Flüssigkeit zugeführt wird, um welche sie ihre Wasserhüllen zu vermehren vermögen. Ist dies nicht der Fall, so nehmen die an Imbibitionsfähigkeit wachsenden Moleküle Wasser, wo sie es finden. Ihre Nachbarschaft wirkt dann auf die stationären wie eine plötzliche Wasserentziehung durch Aenderung des umgebenden Medium; sie drückt ihre Fähigkeit zur Zurückhaltung des aufgenommenen Wassers herab. Die stationären Moleküle betheiligen sich nicht activ an der Bewegung. Im Allgemeinen umschliessen aus ihnen zusammengesetzte Schichten die strömenden Massen. Aus stationären Molekülen bestehen die ruhenden Parthieen zwischen denen ohne feste Abgränzung strömende Bänder oder Stränge von Protoplasma verlaufen, aus ihnen bestehen die starreren Theile peripherischer Schichten. Die Stabilität ihrer Imbibitionsfähigkeit für Wasser ist nur eine relative; auch der Zeit nach begränzt. Ihre Wassercapacität kann zu anderen Zeitabschnitten eine veränderliche werden. Aber selbst während sie stationär bleibt, können sie in die Bewegung des activ strömenden Protoplasma passiv hineingezogen werden. Die zähe Flüssigkeit des Protoplasma besitzt einen zwar nur geringen Grad der Cohäsion. Aber dieser Cohäsion wirken — ausser etwaiger Bewegung in den Stromrichtungen des beweglichen Theiles — keine anderen Kräfte entgegen, als die Adhäsion an angränzende feste Körper und die Schwere. Beide sind unter gewöhnlichen Verhältnissen minder gross als jene. Wenn das fliessende Protoplasma aus einem Theile des Plasmodium in grosser Menge hinwegströmt, so folgen die ruhenden Protoplasmaparthieen, insbesondere die Hautschicht, vermöge der Adhäsion an die sich entfernende bewegliche Substanz. Wenn dabei, wie gewöhnlich, die Flächenausdehnung der ruhenden Parthieen sich verringert, so muss ihre Mächtigkeit (Dicke) zunehmen — ein Fall der bei dem Eingezogenwerden von Aesten eines Plasmodium in dessen Hauptmasse an der Dickenzunahme der Hautschicht sichtlich hervortritt[1]).

Es trete an irgend einer Stelle des Plasmodium innerhalb bis dahin ruhen-

1) Kaum brauche ich hervorzuheben, dass auch relativ ruhende Massen dadurch in active Bewegung übergehen können, dass die relative Stabilität der Imbibitionsfähigkeit ihrer Moleküle abnimmt; ein Fall, der bei Einziehung entleerter Schläuche aus Hautschicht in die Hauptmasse eines Plasmodium (S. 25) eben so sicher sich zeigt, wie während der Verflüssigung der ruhenden Sclerotienzustände von Myxomyceten.

Digitized by Google

den Protoplasma eine — auf zur Zeit unbekannten Ursachen beruhende — Zunahme der Wassercapacität der Moleküle ein, welche an der Eintrittsstelle rasch anwachse, von da aus in einer gegebenen Richtung auf andere Moleküle sich fortpflanze; und in der Verlängerung dieser Richtung erfolge gleichzeitig eine Verminderung der Wassercapacität ferner liegender Moleküle. Der Erfolg ist eine Bewegung des von den minder imbibitionsfähigen an die imbibitionsfähigeren Moleküle abgegebenen Wassers nach der Eintrittsstelle der Zunahme der Imbibitionsfähigkeit hin. Zu den Theilen des Protoplasma, welche Wasser an sich reissen, geht von denen, welche Wasser ausstossen, eine Strömung hin. Wenn die Massen des angezogenen und ausgestossenen Wassers im Verhältniss zur Masse der festen Kerne der wasserumhüllten Moleküle sehr gross angenommen werden, so kann dieser Strömung Kraft genug beigemessen werden, dass sie auch ihr im Wege liegende nicht zu schwere Körper, auch die Wasser abgebenden Moleküle des Protoplasma selbst, mit sich fortreisse. Die seitliche und die Endumgränzung ist der in Strömung begriffenen Masse durch die Nachbarschaft relativ stationärer Molekülegruppen gesetzt. Die Strömung dauert in der gegebenen Richtung so lange, bis die an Imbibitionsfähigkeit gewachsenen Moleküle ihren (relativen) Sättigungsgrad erreicht haben. Dann folgt Ruhe. Tritt nun (wie dies die Regel ist) nach kurzer Frist in ungefähr den nämlichen Molekülegruppen, deren Aenderung der Wassercapacität zuvor die Strömung in der erst gegebenen Richtung veranlasste, eine neue Zu- und Abnahme der Wassercapacität in umgekehrter Richtung und Reihenfolge ein, so wird im Protoplasma eine Strömung auftreten, welche der vorigen entgegengesetzt verlauft, und gleich jener am Ziele beginnt, nach rückwärts sich fortpflanzt, sich beschleunigt, dann verlangsamt und endlich still steht. An der neuen Strömung betheiligt sich meistens eine grössere oder eine geringere Zahl von Molekülen als an der vorausgegangenen. Theile des Protoplasma, die zuvor strömten, verharren beim Eintritt der neuen Bewegung im Ruhezustande oder umgekehrt. So wird nach der einen der beiden abwechselnden Richtungen dauernd mehr Masse des Protoplasma geführt, als nach der anderen; oder die Stromrichtung wird abgelenkt. — Die Bildung neuer Sprossen eines Plasmodium fällt unter den nämlichen Gesichtspunkt.

Zur Versinnlichung der Strömung des Protoplasma in constanten Bahnen bedarf es der Voraussetzung, dass der Uebergang aus einem stationären Zustande der Wassercapacität in einen abnehmenden, aus diesem in einen zunehmenden, und aus diesem endlich wieder in einen abnehmenden stetig nach der nämlichen Richtung in Reihen von Protoplasmamolekülen fortschreite, welche zu in sich selbst zurücklaufenden Schleifen geordnet sind. Das Fortrücken dieser Aenderung der Imbibitionsfähigkeit geschieht in den bekannten Fällen in vielen parallelen Bahnen mit gleicher Geschwindigkeit; der Strom fliesst in gleicher Bahn. Wo er an der Wand der Zelle hin sich bewegt, in der einen Längshälfte auf- in der anderen absteigend, da ist anzunehmen, dass die beiden Stromrichtungen durch Längsreihen in ihrer Imbibitionsfähigkeit relativ stationärer Moleküle getrennt seien.

  A
F   B
E   C
  D

Denke man sich sechs Protoplasmamoleküle *A—F* in einen Kreis geordnet. In einem gegebenen Zeitabschnitte sei *A* in seiner Imbibitionsfähigkeit stationär, gesättigt; *B* nehme an derselben ab, stosse Wasser aus, *C* nehme daran zu, ziehe Wasser an; so bewegt sich Wasser von *B* nach *C*. Das bisher stationäre Molekül

Digitized by Google

D nehme jetzt an Imbibitionsfähigkeit zu, *C* ab, *B* werde stationär. Dann geht das Fliessen des Wassers von *C* nach *D* weiter. Und so fort, bis der Strom bei *A* anlangt. Dann erhöht *B* aufs Neue seine Wassercapacität, und der Kreislauf beginnt von Neuem. Selbstverständlich kann der Wechsel zwischen Sättigung, Abnahme und Zunahme der Imbibitionsfähigkeit innerhalb einer in sich zurückkehrenden Strombahn beliebig oft gedacht werden; die räumliche Ausdehnung einer in sich selbst zurücklaufenden, kreisenden Protoplasmaströmung kann beliebig gross sein.

Auch auf die Bewegungen der schwingenden Wimpern von Schwärmsporen und Spermatozoiden findet die Vorstellung Anwendung, dass die Orts- und Raumveränderungen dieser Organe durch in bestimmter Ordnung einander folgende Schwankungen der Capacität der Protoplasmamoleküle für Wasser bedingt seien. Angenommen, es seien an den Aussenflächen der schlank kegelförmigen Wimper Gruppen von Molekülen, welche ihre Imbibitionsfähigkeit periodisch ändern, so angeordnet, dass sie ein schraubenlinig ansteigendes Band darstellen. Wenn innerhalb dieses Bandes, von unten nach oben fortschreitend, Querzonen von Molekülen plötzlich, sehr rasch und sehr beträchtlich die Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen verringern, Wasser ausstossen, und dadurch näher an einanderrücken, so wird an dem betreffenden Orte eine Kante der Wimper verkürzt, und die zuvor gerade gestreckte Wimper macht hier eine concave Krümmung. Die Stellen der Kantenverkürzung und Einbiegung rücken an der Wimper aufwärts; dann beschreibt dieselbe selbst eine Schraubenlinie, deren Umlaufsrichtung derjenigen des Bandes aus Molekülen veränderlicher Capacität für Wasser entgegengesetzt ist. Wenn die Imbibitionsfähigkeit der betreffenden Moleküle wieder zunimmt, so wird die schraubenlinige Windung der Wimper durch Streckung, durch Vermehrung der Steilheit der Windungen und endliche Rückdrehung der Torsion wieder ausgeglichen.

Die gemeinhin als Reizungsphänomene bezeichneten Formänderungen und Unterbrechungen der Bewegungen beweglichen Protoplasmas, wie das Knotigwerden von Strängen desselben, oder die Einziehung solcher Stränge in grössere Massen, die Abrundung des charakteristisch gestalteten Protoplasma zu sphäroidische Klumpen bei Einwirkung mechanischer Eingriffe, elektrischer Schläge, nachtheiliger Temperaturen, schädlicher Substanzen lassen sich betrachten als Beeinträchtigungen des nach bestimmten Richtungen bevorzugt gesteigerten oder verminderten Imbibitionsvermögens desselben; als Ausgleichung der Dicke der Wasserhüllen der einzelnen Moleküle nahe an ein gemeinsames gleiches Maass, und als daraus folgende Annäherung der Umgränzung des Protoplasma an die typische, sphäroidische Gestalt der Flüssigkeitstropfen überhaupt. Eine Reihe von Erscheinungen lässt sich nicht ohne Weiteres unter diesen Gesichtspunkt bringen: die Bildung zapfenartiger Vorsprünge aus der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbelegs der Nesselhaare, welche bei Durchleitung von Inductionsschlägen bestimmter Intensität, oder bei plötzlicher und bedeutender Steigerung der Temperatur statt hat (S. 59), die Bildung ähnlicher Protuberanzen an dem axilen Protoplasmastrange der Endospermzellen von Ceratophyllum bei leichter Quetschung der Zelle (S. 51). Diese Vorkommnisse würden sich aber erklären lassen durch die Annahme, dass hier in der peripherischen Schicht des Protoplasma sehr hoch gesteigerte örtliche Unterschiede der Dehnbarkeit dadurch einträten, dass an bestimmten Stellen derselben die Mächtigkeit der Wasserhüllen der Moleküle durch

Digitized by Google

die Einwirkung von aussen sehr rasch auf ein Minimum herabgedrückt wird; an anderen Stellen derselben und im Inneren langsamer. Die peripherische Schicht würde dann schneller auf ein kleineres Volumen sich zusammenziehen, als die innere Masse. Letztere würde unter Druck versetzt, und würde an den Stellen geringsten Widerstandes, grösster Dehnbarkeit der peripherischen Schicht — den Stellen, welche die Mächtigkeit der Wasserhüllen ihrer Moleküle am wenigsten verringerten — in Form von Protuberanzen hervortreten [1].

---

1) Ich unterlasse geflissentlich den Versuch, die vorausgesetzten Aenderungen der Dicke der Wasserhüllen des Protoplasma auf Bewegungen der Moleküle der festen Substanz und des Wassers zurückzuführen. Mancherlei Vorgänge sind möglich und denkbar; ihre Erörterung hat zur Zeit aber kaum ein praktisches Interesse.

Digitized by Google

Zweiter Abschnitt.

Zellbildung.

§ 12.

Primordialzellen; Hinstreben derselben zur Kugelform.

Die Anordnung des Protoplasma zu nach bestimmten Richtungen des Raumes vorwiegend entwickelter, von der kugeligen weit abweichenden Gestaltung ist eine Erscheinung, welche auf die Fälle energischester Thätigkeit des Protoplasma sich beschränkt; einer Thätigkeit, welche in eigenartigen Bewegungen des Protoplasma sich zu erkennen giebt. Jedes Protoplasma, welches — von der Contactwirkung angränzender fester Körper unbeeinflusst, — eine von der sphäroïdischen weit abweichende Form annimmt, besitzt auch spontane Bewegungsfähigkeit. In voller Reinheit treten eigenartige Formen nur bei den Plasmodien der Myxomyceten, den Schwärmsporen und Spermatozoïden auf. Das in Zellen eingeschlossene bewegliche Protoplasma ist stets umhüllt und allseitig umgeben von einer ruhenden oder weit minder beweglichen Protoplasmaschicht (S. 34), welche in ihren Gestaltungsbestrebungen mit denen des eigener Bewegung nicht fähigen Protoplasma übereinstimmt. Wo immer solches, der spontanen Beweglichkeit entbehrendes oder durch äussere Einflüsse ihrer beraubtes, aber der weiteren Entwickelung noch fähiges Protoplasma in Verhältnisse gelangt, unter welchen es frei, der Berührung fester Körper entzogen, in nicht mit ihm rasch mischbaren Medien liegt, da zeigt es das Bestreben, seine Gestalt der Kugelform anzunähern. Eine Eigenschaft, die es mit allen Flüssigkeiten, welche von der Flächenattraction fester Körper, und von der Schwerkraft in Bezug auf ihre Formgestaltung nicht beeinflusst werden, ebenso gemein hat, wie die Umbildung der peripherisch gelagerten Substanz eines Tropfens zu einer dichteren Schicht (S. 9). Beide Erscheinungen treten in deutlichster Weise an den Massen von Protoplasma hervor, deren Besonderung und selbstständige Umgränzung die Bildung neuer Zellen mit fester Haut einleitet. Solche Massen bilden sich in der Zahl und in dem Maasse, als neue Zellen entstehen sollen. Dieser Vorgang tritt nie an lebhaft beweglichem Protoplasma ein: nur an relativ ruhendem oder völlig unbeweglichem. Leichtbewegliches Protoplasma, welches sich anschickt, in umgränzte Massen sich zu sondern, verliert seine Beweglichkeit. Das Volumen, welches eine zusammenhängende Masse von ruhendem Protoplasma zu erreichen vermag, hält ein — für die einzelnen Organe der verschiedenen Pflanzenformen specifisch sehr verschiedenes, für ein bestimmtes

Digitized by Google

Organ einer gegebenen Pflanzenart aber wohl begrenztes, nur zwischen sehr engen Gränzen schwankendes Maass ein. Eine Ansammlung von ruhendem Protoplasma, deren Masse jenes Maass überschreitet, zerklüftet sich entweder zu mehreren Theilhälften, oder sie scheidet in ihrem Inneren umgränzte Ballen dichterer Substanz aus. Eine nackte, noch von keiner festen Zellhaut umschlossene Protoplasmamasse, welche fähig und bestimmt ist, späterhin mit einer Zellmembran sich zu bekleiden, heisst eine Primordialzelle[1]; die Hautschicht derselben hat den Namen des Primordialschlauchs empfangen[2]. Das Vorhandensein der Hautschicht lässt sich auch an dem von Zellhäuten umschlossenen Protoplasma überall direkt nachweisen. Mechanischen Eingriffen setzt diese peripherische Schicht nur wenigen Widerstand entgegen. Ihre Cohäsion und ihre Elasticität sind beide gering. Vermöge ihrer halbflüssigen Beschaffenheit besitzt sie die Fähigkeit, nach erlittener nicht allzuschwerer Verletzung die Ränder des Risses durch Zusammenfliessen der Substanz wieder zu vereinigen und so die Wunde zu heilen.

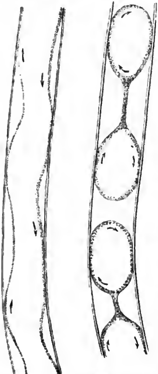
Es giebt zwei Wege, auf denen in Zellhäute eingeschlossenes Protoplasma von der Contactwirkung der Zellwände frei gemacht, und der Beobachtung der ihm selbst innewohnendea formgebenden Kräfte zugänglich wird. Erstens die Aenderung des Verhältnisses des Volumens der Zellhöhle zu dem des protoplasmatischen Inhaltes; eine Aenderung, die entweder durch relativ stärkere Zunahme der Ausdehnung der Zellhaut in Richtung der Flächen hervorgebracht werden kann, oder durch die Zusammenziehung, bedingt durch Flüssigkeitsausscheidung, des protoplasmatischen Inhalts der Zelle innerhalb des Zellraumes. Zweitens die Befreiung dieses protoplasmatischen Inhalts, sei es in zusammenhängender Masse oder in einzelnen Portionen, aus der Zelle. Beide Vorgänge kommen im natürlichen Laufe der Entwickelung der Pflanzen vielfach vor; beide können künstlich hervorgerufen werden. Künstlich die Zusammenziehung des Inhaltes durch Behandlung der Zelle mit wasserentziehenden Lösungen: wobei der sein Volumen verkleinernde protoplasmatische Inhalt schliesslich regelmässig die Form eines Sphäroïds annimmt (S. 13).

Besonders schlagend zeigt sich dabei das Hinstreben des Protoplasma nach der Kugelform, wenn der in nur geringer Menge vorhandene, als dünner Wandbeleg auftretende Inhalt ungewöhnlich langer Zellen zur Contraction gebracht wird. Der Inhalt zieht sich dann zunächst zu einer länglichen, an verschiedenen Stellen bauchig angeschwollenen Masse zusammen. Die Verbindungsstücke der Stellen grössten Querdurchmessers werden allmälig dünner, werden zu feinen Fäden die aus der Substanz der Hautschicht bestehen, und reissen endlich. Die abgerissenen Stücke ziehen sich zu den grösseren Protoplasmaballen zurück, denen sie ansitzen, und verfliessen mit der Masse derselben. Es entstehen so in der nämlichen Zelle mehrere sphäroïdische Protoplasmamassen[3]. Der Vorgang ist in den Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae (fig. 12) besonders leicht zu beobachten; er lässt sich unschwer constatiren in langen inhaltsarmen Zellen von Spirogyra, Cladophora, in denen unterirdischer Vorkeimfadenenden von Moosen, in Zellen des gestreckten Parenchyms saftreicher Phanerogamen. — Die Neigung zur Annahme der Kugelform zeigt sich am contrahirten protoplasmatischen Zelleninhalte auch dann noch, wenn die peripherische Schicht desselben, nach längerem Verweilen in Zuckerlösung, durch Anschwellung der Vacuole gesprengt wird, und ein Theil der Vacuolenflüssigkeit austritt. Werden Zellen grösserer Oedogoniumarten mit einer gesättigten Lösung von Zucker oder kohlensaurem Ammoniak behandelt, so contrahirt sich der Inhalt zu einem Ellipsoid, dessen Pole von dem, der Hautschicht innen anliegenden Chlorophyll frei zu bleiben pflegen. Im weiten, mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Innenraume der contrahirten Inhaltsmasse befindet sich eine grosse Anzahl in Tanzbewegung begriffener Körnchen. Nach einiger Zeit treibt diese Flüssigkeit, endosmotisch an Masse zunehmend, an einem der Pole der ellipsoïdi-

1) Cohn in N. A. A. C. L. N. C. 22, 2, 52. 2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 271.
3) vgl. Pringsheim, Pflanzenzelle, p. 14.

Digitized by Google

schen Masse die peripherische Protoplasmaschicht blasig auf. Die Hervorragung wächst an Umfang, und schnürt sich endlich von der grösseren Hälfte des Zelleninhalts ab, eine kugelige,



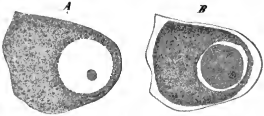


Fig. 13.

allseitig geschlossene Scheinzelle darstellend, in welcher die Bewegung der eingetretenen Körnchen fortdauert. Auch an der Abschnürungsstelle der Hauptmasse schliesst sich die Hautschicht des Protoplasma jede Spur einer Verletzung verwischend[1]). Ganz ähnliche Erscheinungen treten bei Spirogyra nitida nach Behandlung mit Zuckerlösung ein.

Zwei künstliche Mittel stehen zu Gebote, in Zellen eingeschlossenes Protoplasma, ohne dasselbe zur Zusammenziehung zu bringen, dem Einflusse der Berührung der es umhüllenden Zellmembranen zu entziehen. Zunächst die Benutzung der Fähigkeit gewisser Zellhäute, in Wasser entweder nach Richtung der Tangenten stärker aufzuquellen, als das Protoplasma unter gleichen Umständen sein Volumen vermehrt, oder die Eigenschaft anderer Zellmembranen, durch Aufnahme vielen Wassers in eine zusammenhanglose, so gut als flüssige Gallerte sich zu verwandeln. Der erstere Hergang ist in mehreren Fällen nur der Vorläufer des zweiten. Jener findet sich in sehr ausgeprägter Weise an den Pollenmutterzellen mehrerer Coniferen, welche bereits aus dem parenchymatischen Zusammenhange gelöst, aber noch vor der Theilung in vier Tochterzellen, oder doch vor Anlegung der bleibenden Membran der Pollenzelle um den Inhalt jeder dieser Tochterzellen, in die Winterruhe eintreten. Werden Pollenmutterzellen von Pinus Larix oder Abies L. im Januar oder Februar in Wasser gebracht, so schwillt ihre Haut nach allen Richtungen bin auf, am stärksten aber in denen der Tangenten ihrer Flächen. Der Innenraum der Zelle erweitert sich um ein Zwölftel bis um ein Zehntel des Durchmessers. Der protoplasmatische Inhalt aber nimmt nicht sofort in gleichem Maasse an Umfang zu. Er liegt dann in der erweiterten Zellhöhle als scharfbegränzter sphäroidischer Körper. Aehnlich verhält sich zu Wintersende das noch nicht von der Anlage zur bleibenden Pollenhaut

Fig. 12. a. u. b.

Fig. 12. Stück eines Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae, mit einer verdünnten Lösung von Kalksalpeter behandelt. *a.* im Beginne der Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts; *b* nach Abrundung desselben zu einigen, zum Theil durch solide Protoplasmastränge verbundenen, zum Theil getrennten Sphäroiden. Die Richtung der Protoplasmaströmung, welche während und nach der Contraction fortdauert, ist durch Pfeile angedeutet.

Fig. 13. Pollenmutterzelle von Pinus Abies *L.*, im März vor der Blüthezeit, *A* frisch aus der Anthere genommen, *B* nach kurzem Liegen in Wasser, Gerinnen der Substanz des Kerns und Aufquellen der Zellmembran in Richtung der Fläche, vermöge dessen sie vom Zellinhalte sich abhob.

1) Hofmeister in Flora 1855, p. 535.

umgebene Inhalt der vier Tochterzellen der Pollenmutterzellen von Thuja orientalis. — Einen zweiten hieher gehörigen Fall bieten die Sporenmutterzellen mehrerer Moose, besonders deutlich die von Phascum cuspidatum. In Wasser gebracht, vermehrt die Haut der kugeligen Zelle durch sehr beträchtliche Ausdehnung in Richtung der Tangenten ihr Volumen rasch um mehr als das Achtfache (der Durchmesser wächst um mehr als das Doppelte). Der Zelleninhalt schwillt dabei wenig oder gar nicht an; er liegt als scharfbegränzte Kugel frei im Innenraume der Zelle, umgeben von wasseriger Flüssigkeit. Bei fortgesetzter Wasseraufnahme der Zellhaut drängt sich die Inhaltskugel seitlich an deren Innenfläche. Endlich wird, und zwar in der Regel an dieser Stelle, dann die Haut gesprengt (in Folge des Ueberwiegens der Quellung ihrer inneren Schichten über die der äusseren); dabei wird die Inhaltskugel zu dem Risse ausgestossen. Gewohnlich wird dabei ihre bestimmte Gestalt zerstört; bisweilen aber tritt sie als straff gespannte Kugel aus und bleibt als solche in der äusseren Flüssigkeit liegen[1]). — Auch die jungen Elaterenzellen von Fossombronia pusilla sprengen, in Wasser gebracht, ihre Zellhaut durch Aufquellen der inneren Schichten derselben, und stossen den einer festen Membran entbehrenden Zelleninhalt aus[2]), dessen Gestalt dann aus der eines gestreckten Ellipsoïds in die einer Kugel übergeht.



Fig. 11.

Die Aufquellungsfähigkeit der Substanz der verdickten Wände bis zur Verflüssigung, zur Umwandlung in form- und zusammenhanglose Gallerte ist bei den jungen Sporenmutterzellen und Elateren der Jungermannieen weit verbreitet. Die Raschheit, mit welcher diese Zellwände Wasser an sich reissen, ist so gross, dass häufig unmittelbar nach dem Einlegen eines dunnen Durchschnitts aus der jungen Fruchtkapsel das innere Gewebe desselben (die Masse der Sporenmutterzellen und Elateren) allseitig über den Rand des Praparats hervortritt. Wo dabei der Inhalt von Zellen ohne Verletzung frei wird, erscheint er in scharfbegränzter Kugelform. So bei Pellia epiphylla[3]), bei allen darauf untersuchten Arten der Gattung Jungermannia N. v. E., bei Alicularia scalaris, Radula complanata u. A. — Einige Laubmoose zeigen eine ähnliche leichte Vertheilung der Substanz ihrer Sporenmutterzellwände in Wasser nach der Vereinzelung dieser Zellen; so Pottia cavifolia. Die Verflussigung der ziemlich dicken Zellmembranen erfolgt hier fast augenblicklich; wo sie etwas langsamer vor sich geht, erkennt man, dass zunächst die Zellhaut im Ganzen sich ausdehnt und vom Inhalt abhebt; darauf durch stärkere Quellung der inneren Schichten platzt; endlich von Innen nach Aussen fortschreitend aufgelöst wird. Häufig folgt dann das Zerfliessen auch des Zelleninhalts zu formlosen Massen, bisweilen aber erhält er sich in bestimmter, sphäroidischer Gestalt. — Ein weiteres Beispiel des nämlichen Vorganges geben die Zellen des jungen Eiweisskörpers der Abietineen mit zweijähriger Samenreife, der Kiefern, beim Beginn der zweiten Vegetationsperiode. Die nicht zahlreichen, grossen Zellen dieses den Embryosack ausfullenden Gewebes verdicken gegen das Ende der ersten Vegetationsperiode hin ihre Wandungen sehr beträchtlich. Diese, eine deutlich concentrische Schichtung zeigenden Wandungen besitzen schon während der Winterruhe ein sehr beträchtliches Aufquellungsvermögen. Zu Wintersende steigert sich dasselbe bis zu dem Grade, dass die Wände der Zellen eines dunnen Durchschnitts des Eiweisskörpers beinahe

Fig. 11. Sporenmutterzelle von Phascum cuspidatum; *A* in Wasser liegend. Die in tangentialer Richtung besonders stark aufgequollene Membran hat sich vom protoplasmatischen Inhalte abgehoben. *B* ähnliche Zelle nach längerer Einwirkung von Wasser. Das Aufquellen der inneren Schichten der Membran in radialer Richtung sprengt die Membran und stosst den Inhalt aus.

1) Hofmeister, vergl. Unters. Lpzg. 1851, p. 72.
2) Derselbe a. a. O., p. 131. 3) Ders. a. a. O., p. 12.

augenblicklich verflüssigt werden, sobald der Durchschnitt unter Wasser gebracht wird. Der Inhalt der Zellen wird dadurch in Form sphäroïdischer, scharf begränzter Massen frei[1]).

Das zweite Verfahren, Protoplasma aus Zellen von dem Einflusse der Berührung der Wände derselben zu befreien, besteht in der gewaltsamen Austreibung des protoplasmatischen Inhalts grosser Zellen. Wird eine Zelle einer Vaucheria durch einen Schnitt unter dem Mikroskope geöffnet, so tritt vordem Auge des Beobachters ein beträchtlicher Theil des Zelleninhalts, auch des chlorophyllhaltigen Wandbelegs aus Protoplasma aus. Dieses Protoplasma ballt sich, sobald es in das Wasser des Objectträgers gelangt, zu grösseren oder kleineren Kugeln, welche Chlorophyll und andere etwa vorhandene feste Bildungen (namentlich Amylumkörner) einschliessen. An den grösseren solchen Kugeln ist eine dichtere peripherische, von körnigen Einlagerungen freie Schicht deutlich zu erkennen. Aehnlich verhält sich Protoplasma durch einen Schnitt oder Stich geöffneter Zellen von Cladophora, Hydrodictyon und Characeen, das aus Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae, und auch das von grossen, flüssigkeitreichen Zellen von Phanerogamen, z. B. saftiger Früchte[2]), platzender Pollenmutterzellen (Fig. 15), nur dass in vielen dieser Fälle die Abrundung des ausgetretenen oder ausgedrückten Protoplasma zu Kugeln nicht mit derselben Regelmässigkeit eintritt, wie bei Vaucheria. — Ein Theil des protoplasmatischen Inhalts grösserer Zellen von Fadenalgen, welche in Folge der Einwirkung äusserer Schädlichkeiten im Absterben begriffen sind, ballt sich öfters zu sphärischen Massen[3]). Wenn geballte Protoplasmamassen das Lumen einer verletzten gestreckten Zelle auf langere Strecken vollständig ausfüllen, da vermögen sie an ihrer, der beschädigten Stelle zugewendeten, convexen Fläche mit einer neuen Zellstoffhaut sich zu bekleiden, und so von dem zerstörten Theile der Zelle sich definitiv abzuschliessen. Ein jeder Rasen von Vaucheria giebt Gelegenheit zur Beobachtung dieses Vorganges. Als ein besonders deutliches Beispiel für das Hinstreben gewaltsam aus dem lebendigen Zusammenhange getrennten Protoplasmas zur Kugelform ist eine Beobachtung Thuret's[4]) an den Oosphärien von Fucus hervorzuheben. Diese Oosphärien sind nackte, genau kugelige Primordialzellen. Bei leichter Quetschung unter dem Deckglase wird ihre Kugelgestalt nach verschiedenen Richtungen hin verzerrt. Bisweilen trennen sie sich dabei in Theilstücke, die sodann eine gerundete Form annehmen.

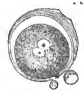


Fig. 15.

Die im Gange der natürlichen Entwickelung eintretende Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts einer Zelle auf einen Raum, der kleiner ist als die Zellenhöhlung, ist eine allgemeine Erscheinung bei der Bildung freier, die Mutterzelle nicht völlig ausfüllender Toch-

Fig. 15. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Auftreten secundärer Kerne, in Wasser liegend. Die Wand, nach allen Richtungen aufquellend, hob sich vom Inhalt ab, der kugelige Form behält. Die inneren Schichten der Membran, in radialer, centripetaler Richtung besonders stark quellend, üben eine Pressung auf den flüssigen Inhalt. Die Zellhaut wird dadurch an der dünnsten Stelle gesprengt. Aus dem Risse werden Theile des protoplasmatischen Inhalts ausgetrieben. Sie ballen sich ausserhalb der Zelle sofort zu Kugeln, die von einer deutlichen Hautschicht umgränzt sind.

1) Derselbe a. a. O. p. 128.

2) Vergleiche Nägeli in Nägeli und Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, Zürich 1855, p. 9.

3) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1 (1844) p. 93; 3 u. 4. 1846, p. 27. An letzterem Orte sucht Nägeli zu zeigen, dass solche kugelige Inhaltsmassen die Fähigkeit haben, mit einer festen Zellhaut sich zu bekleiden und fortzuvegetiren. Die zahlreichen Untersuchungen an Algen der letzten zwei Jahrzehnde haben keine analogen Erscheinungen kennen gelehrt. Es möchten die Beobachtungen, aus welchen Nägeli seinen Schluss zog, einer anderen Erklarung bedürfen; bei Bryopsis vielleicht der, dass innerhalb der Zellen parasitische Organismen sich entwickeln, bei Bangia (a. a. O. 1, 93) die einer bedeutenden Verdickung der Zellhaut durch das Licht schwach brechende Membransubstanz.

4) Ann. sc. nat., 4. Sér. VII, p. 36.

Digitized by Google

terzellen aus dem gesammten bildungsfähigen Inhalte der Mutterzelle, und die nothwendige Vorbedingung solcher Zellenbildung (vergl. § 11). Als Beispiele seien erwähnt die Bildung der Keimbläschen der Pilze und der Algen, die zu der Copulation bestimmten Inhaltsmassen von Spirogyra, wie die Zygosporen aller Conjugaten; die der Sporenmutterzellen von Phascum und Physcomitrium. Die freie Zellbildung aus nur einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle, wie sie bei der Keimbläschenbildung aller, der Endospermbildung der Mehrzahl der Phanerogamen, der Bildung der Zellen des Eiweisskörpers und der Keimbläschen der Coniferen, der Sporenbildung der Flechten und Ascomyceten vorkommt, giebt überall, wo sie der Beobachtung leicht zugänglich ist, Gelegenheit zum Anschauen von Protoplasmamassen, welche — der Contactwirkung sie einschliessender Zellhäute nicht unterworfen, — Kugelform annehmen. Ein Freiwerden einer kleinen Menge von Protoplasma aus dem Wandbelege der Zelle, die dann sofort Kugelform annimmt und von einer Hautschicht bekleidet ist, aber nicht zur Zellbildung vorschreitet, findet sich häufig in saftreichen Zellen, die ihrem Lebensende sich nähern: in Blumenblättern kurz vor dem Welken, in den Zellen saftiger Früchte. Der protoplasmatische Inhalt von Zellen wird frei durch Ausstossung aus der festen Membran der Zelle bei der Entlassung der Schwärmsporen. Die Schwärmsporen werden gebildet, indem der protoplasmatische Inhalt einer Zelle unter Zusammenziehung auf einen kleineren Raum zu einer einzigen sphäroïdischen Masse sich ballt, oder zu mehreren Massen sich zerklüftet, die von einander sich entfernend, sphäroïdische Formen annehmen: Abrundungen des protoplasmatischen Körpers der Schwärmsporen, von denen nur die beweglichen Wimpern, Fortsätze der Hautschicht desselben (§ 28) ausgenommen sind. Die Entlassung der Schwärmsporen aus ihren Mutterzellen erfolgt entweder durch Aufquellen und Erweichung der Membranen derselben zu einer Gallerte von sehr geringer Cohäsion, welche den Bewegungen der Schwärmsporen kein grösseres Hinderniss entgegensetzt, als Wasser. So bei Tetraspora lubrica, bei Draparnaldia plumosa. Oder dadurch, dass eine innere Schicht der Mutterzellhaut ein solches Aufquellungsvermögen erhält, während an einer bestimmten Stelle der fest und zähe bleibenden äusseren Schicht der Haut eine Oeffnung gebildet wird. Aus dieser Oeffnung werden die Sporen durch die Pressung der aufquellenden inneren Schicht ausgestossen (§ 28). Ist die Oeffnung verhältnissmässig eng — ein Verhältniss, welches bei Umbildung des gesammten Inhalts einer Zelle zu einer einzigen Schwärmspore öfters vorkommt, z. B. bei Vaucheria, Stigeoclonium — so wird die Schwärmspore während ihres Austritts in der Durchgangsstelle tief eingeschnürt. Dabei geschieht es nicht selten, dass ihr bereits aus der Oeffnung hervorgetretener Theil, seine eigenthümlichen Bewegungen, insbesondere die Drehungen um die Längsachse beginnend, von dem noch im Inneren der Zelle steckenden Theile sich trennt, indem die enge Einschnürungsstelle stark in die Länge gezogen wird, und endlich durchreisst. Unmittelbar nach der Durchreissung fliesst die Hautschicht jeder der Theilhälften an der Rissstelle zusammen, und jede dieser Hälften rundet sich zu einer ellipsoïdischen Primordialzelle ab. Die ausserhalb der Mutterzelle befindliche, durch die Schwingungen ihrer Wimpern bewegt, eilt in raschem Laufe davon, von einer gewöhnlichen Schwärmspore nur durch ihre geringere Grösse verschieden. Die innere bleibt in der Mutterzelle zurück[1]).

1) Beobachtet an Vaucheria sessilis (= clavata): Thuret in Ann. sc. nat., 2. Sér., Bot., 19., 1843, p. 269; A. Braun, Verjüngung, 1849, p. 174 an derselben Pflanze. Die Wiederholung der Beobachtung ist hier sehr leicht; die Erscheinung tritt sehr häufig ein, wenn die Sporenmutterzellen unter dem Deckglase reifen und sich entleeren. Ferner an Stigeoclonium subspinosum, A. Braun a. a. O.; an Stigeoclonium insigne; Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 38. Eine ähnliche Trennung der austretenden Schwärmspore in zwei, sehr ungleiche sphäroïdische Hälften sah A. Braun a. a. O. bei Oedogonium apophysatum dadurch entstehen, dass eine Stelle des Hinterendes der Schwärmspore der Innenwand der Mutterzelle anklebte, ihre Hautschicht von der Anheftungsstelle aus zu einem Strang ausdehnte, der endlich riss. So trennte sich die Schwärmspore in zwei Hälften, die beide sofort sich abrundeten. Die grössere, von einer normalen Schwärmspore nicht zu unterscheiden, eilte davon; die kleinere, ein Sphäroïd aus farblosem Protoplasma, blieb in der Mutterzelle zurück.

Digitized by Google

Die Ausstossung des sich abrundenden protoplasmatischen Inhalts einer Zelle findet ferner in grosser Verbreitung bei der Copulation der Conjugaten statt, bei der die geschlechtliche Fortpflanzung dieser Algen einleitenden Vereinigung des gesammten bildungsfähigen Inhalts zweier zuvor getrennt gewesener Zellen, deren Zellhöhlen im Beginn der Copulation durch Verwachsung der Häute, und Bildung einer Oeffnung an der Verwachsungsstelle, in unmittelbare Verbindung mit einander treten. Entweder geschieht die Austreibung in der Weise, dass der Inhalt einer Zelle (der abgebenden) nach vorgängiger Zusammenziehung und Abrundung zum Sphäroïd durch die Oeffnung der Verwachsungsstelle der Zellhäute in die andere Zelle (die aufnehmende) hinüber gepresst wird, und hier mit deren gleichfalls contrahirtem Inhalte zu einer einzigen sphäroïdischen Primordialzelle sich vereinigt. So bei Spirogyra, Zygnema, Sirogonium. Oder die Vereinigung der protoplasmatischen Inhaltsmassen der copulirenden Zellen geschieht an der sich sehr erweiternden Verwachsungsstelle der Zellhäute selbst, nach der hin der sich rundende Inhalt jeder der beiden Zellen gepresst wird; so bei den übrigen Zygnemaceen, den Desmidieen[1]) und den Diatomeen[2]). — Bei der Copulation der grösseren Spirogyren beobachtete de Bary nicht selten, dass ein kleiner Theil des protoplasmatischen Inhalts der abgebenden Zelle sich abschnürt, innerhalb der Zellhöhle zurückbleibt, und zu einem Sphäroid sich gestaltet[3]). Diese Fälle der Trennung des in dem Austritt aus der Zelle begriffenen protoplasmatischen Inhalts in zwei Theilhälften, deren jede zu einer besonderen Primordialzelle oder doch zu einem äusserlich einer solchen ganz ähnlichen Gebilde sich gestaltet, sind offenbar analog der (S. 70 erörterten) Zusammenziehung des Inhalts gestreckter Zellen zu mehreren sphäroïdischen Massen, und gleich dieser Belege ebenso für die halbflüssige Natur der Hautschicht des Protoplasma wie für das Hinstreben desselben nach der Kugelform.

Die Erweiterung der Zellhöhle durch eine Ausdehnung in Richtung der Tangenten, welche die Massenzunahme des protoplasmatischen Inhaltes weit übertrifft, führt zum Freiwerden dieses Inhalts von der Berührung mit der Wand bei sehr vielen zu der Familie der Volvocinen gehörigen Algen. Der protoplasmatische Inhalt gestaltet sich innerhalb der erweiterten Zellhöhle genau sphäroïdal bei Pandorina Morum, Gonium pectorale, bei Chlamidococcus pluvialis bei längerer Zimmercultur. Dagegen haftet die Hautschicht des protoplasmatischen Inhaltes an einzelnen Stellen der Innenfläche der sich ausdehnenden Zellhaut, und zieht sich zu Fäden aus, welche bisweilen auch Chlorophyll, in seltenen Fällen selbst contractile Vacuolen enthalten, und von der frei in der Mitte schwebenden Inhaltsmasse durch den mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Zwischenraum strahlig zu der Zellmembran reichen bei Chlamidococcus pluvialis unter normalen Verhältnissen an dem natürlichen Standorte des Pflänzchens, bei Stephanosphaera pluvialis und bei Volvox globator. Lässt man so beschaffene Schwärmzellen von Chlamidococcus, oder Familien von Stephanosphaera stundenlang unter dem Deckglase in Wasser, so werden die zur Innenfläche der Zellhaut reichenden Fortsätze des protoplasmatischen Inhalts eingezogen, und dieser rundet sich vollständig ab; bisweilen noch vor dem Aufhören der Bewegung der schwingenden Wimpern; häufiger erst nach demselben. Nach dieser Abrundung tritt in den einzelnen primordialen Zellen abnorme Vacuolenbildung ein; endlich zerfliessen sie.

In allen diesen Fällen tritt die Annäherung der Form des selbstständig sich gestaltenden Protoplasma an die der Kugel nicht minder entschieden hervor, als der Unterschied in Dichtigkeit und Gehalt an festen Einlagerungen der peripherischen Schicht des Protoplasma von der inneren Substanz. Auf der Anwesenheit dieser Schicht beruht, bei frei gewordenen Massen solchen Protoplasmas, welches reich ist an grossen körnigen Bildungen, die glatte und scharfe Abgränzung des Sphäroids nach Aussen: es ist z. B. überaus deutlich bei dem protoplasmatischen Inhalt den Sporenmutterzellen von Phascum, von welchem die quellende Zellhaut sich abgehoben hat, dass die Hervorragungen der Aussenfläche des Klumpens aus grossen Körnern,

1) De Bary, Unters. üb. die Conjugaten, Lpzg. 1858. 2) Focke, physiol. Unters. 2, Bremen 1854, Tf. 5; Smith, Synopsis of british Diatom., 2, Tf. A—E; Luders in Bot. Zeit. 1862, p. 41. Wegen der Einzelnheiten vergl. §§ 14 u. 28. 3) Unters. üb. die Conjugaten, 6.

zu welchem die festen Einlagerungen der inneren Masse des Protoplasma vereinigt sind, überzogen und ausgeglichen werden von der das Licht stark brechenden, körnerlosen Hautschicht. Ebenso an lebenden Keimbläschen von Fucus serratus. Wie geringe das Maass der Cohäsion, wie gross das der Dehnbarkeit der Hautschicht protoplasmatischen Inhaltes von Zellen und von Primordialzellen ist, wird deutlich bei den Erscheinungen, die aus dem stellenweisen Anhaften der Hautschicht in Contraction begriffenen Zelleninhaltes an der Innenwand (S. 12) und bei der Zusammenziehung des Inhalts sehr langgestreckter Zellen in mehrere sphäroidische Massen (S. 70) eintreten, ferner in dem Zerreissen von Schwärmsporen bei deren Hindurchdrängung durch die enge Oeffnung ihrer Mutterzellen, in dem Ankleben der Hautschicht von Schwärmsporen und Samenfaden an die Haut ihrer Mutterzellen (S. 33): alles Beispiele von der Leichtigkeit, mit welcher mechanische Eingriffe die Continuität der Hautschicht protoplasmatischen Zelleninhalts oder nackter Protoplasmastränge aufheben. Immerhin aber übertrifft die Cohäsion der Hautschicht nicht unerheblich die der inneren Parthieen des geballten Protoplasma. Dies giebt sich namentlich dann kund, wenn Primordialzellen längere Zeit in reinem Wasser liegen. Unter solchen Umständen zerfliessen sie schliesslich; ihre Substanz vertheilt sich in der umgebenden Flüssigkeit. Aber die Hautschicht wird nicht vom Wasser unmittelbar angegriffen. Die Auflösung der Primordialzelle beginnt erst, wenn durch Anschwellen einer im Innern gebildeten Vacuole die Hautschicht gesprengt, und das Innere der Primordialzelle dem Wasser zugänglich wurde. Dann wird von den Rändern der Rissstelle aus die Hautschicht mit der übrigen Substanz der Primordialzelle vom Wasser angegriffen und aufgelöst. So bei Schwärmsporen von Algen[1]), an freischwimmenden, aus dem Embryosack junger Samen von Liliaceen und Ranunculaceen (z. B. von Asphodelus, Anthericum, Paeonia) herausgedrückten Zellen. — In der Beschaffenheit der Aussenfläche der Hautschicht von Primordialzellen muss auch der Grund gesucht werden, weshalb in Massen neben einander liegende, dicht an einander gepresste Primordialzellen nicht zusammenfliessen: so die zahlreichen, oft einander berührenden Schwärmsporen innerhalb ihrer Mutterzelle bei Cladophora, Saprolegnia u. v. A.; die jeder dem Wasser Widerstand leistenden Membran baren Zellen der jungen Embryonen von Lupinus und von Mirabilis[2]), welche letzteren bei Zusatz von reinem Wasser zum Präparat sofort zu einem gestaltlosen Brei zerfliessen; — die fädlichen, borstendicken Protoplasmastränge, deren Verflechtung die Anlage zum Fruchtkörper von Aethalium zusammensetzt, und die nach Erhärtung der rahmartigen Masse in Alkohol auf feinen Durchschnitten einzeln erkannt werden können[3]).

Der protoplasmatische Inhalt mancher Zellen, und gewisse Primordialzellen vermögen durch das Zusammenfliessen der Hautschicht an den Rändern der Wunde, unter Umständen auch durch Erzeugung einer neuen Hautschicht auf der Wundfläche, die mit der schon vorher vorhandenen Hautschicht an deren Gränze verschmilzt, eine erlittene Verletzung zu heilen und trotz derselben lebenskräftig zu bleiben. So bei der (S. 74) besprochenen Abschnürung der Schwärmsporen von Vaucheria bei der Geburt. Die Beobachtung zeigt, dass beide Hälften fähig sind, mit fester Zellhaut sich zu bekleiden und zu Vaucheriafäden auszuwachsen[4]). — Bei Verletzungen der Haut und des Inhalts grosser einzelliger Fadenalgen, wie Vaucheria, Bryopsis, schliesst sich beiderseits an den Gränzen der beschädigten Stelle der lebenskräftige protoplasmatische Wandbeleg (durch Abschnürung von dem verletzten) zu einer gegen den verletzten Theil convex vorspringenden Schicht, die binnen kurzer Zeit mit einer festen Zellmembran sich bekleidet[5]). — Ein weiteres Beispiel für die Fähigkeit der Hautschicht des Protoplasma, empfangene Wunden ohne dauernden Nachtheil für seine Functionen zu schlies-

1) A. Braun, Verjüngung, p. 167. H. v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 694.

2) Hofmeister in Pringsheims Jahrb. 1, p. 103.

3) De Bary in Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 123.

4) von Thuret an V. sessilis beobachtet [Ann. sc. nat. II. S., 19 (1843), p. 269]. Ich habe die Beobachtung an Rasen der V. terrestris wiederholt, die den Tag zuvor in Wasser gelegt worden waren.

5) Nägeli, Zeitschr. f. Bot. 1, p. 94. Nägeli führt ähnliche Erscheinungen auch von Clado-

Digitized by Google

sen, giebt die Anwesenheit fremdartiger fester Körper in nackten Primordialzellen, und die lebender Organismen in von starrer Zellhaut bekleideten lebenden Zellen. Den ersten Fall zeigen die aus den Sporen der Myxomyceten ausgeschlüpften schwärmenden Primordialzellen im zweiten, dem Amoeben-Stadium ihres Lebens[1], währenddessen an die Stelle der frei in der Flüssigkeit rotirenden Bewegung der schwärmenden Primordialzellen ein ausschliesslich nach Art der Amoeben stattfindendes Austreiben von Fortsätzen, Kriechen und stete Formveränderung getreten ist[2]. In diesem Amoebenzustande enthallen die Primordialzellen von Trichia, Arcyria, Aethalium fremdartige feste Körper: grüne Algenzellen, Pilzsporen, und besonders die in ihrer Farbe und Structur sehr leicht erkennbaren Myxomycetensporen selbst[3]. Die Art der Aufnahme wurde nicht beobachtet. Aber die Anwesenheit jener Körper im Innern der lebendigen Primordialzelle bedingt unter allen Umständen den ohne Nachtheil für die Verrichtungen des kleinen Organismus vorübergegangenen Durchbruch durch die Hautschicht derselben. — Der zweite Fall findet nicht nur bei dem Eindringen parasitischer Pilze oder Monaden in zunächst noch lebensfähig bleibende Zellen statt; wie z. B. bei Chytridium und Rhizidium[4], beim Beginn der Entwickelung von Ustilago-Colonieen, z. B. der U. Maydis in den zuerst ergriffenen Zellen des Parenchyms der Maispflanze. Auch hoch organisirte Thiere leben bisweilen in lebendigen Pflanzenzellen. Prof. Cohn zeigte mir in Breslau 1853 eine lebendige, kräftig vegetirende Vaucheria, die ziemlich weit unterhalb der fortwachsenden Enden ihrer Fäden kurze, keulig angeschwollene Seitenäste entwickelt hatte. In jedem derselben lag ein lebendiges Räderthier, welches den Wimperbesatz seiner Schlundoffnung fröhlich spielen liess. Offenbar waren diese als Eier in die Zelle gelangt, welche das Mutterthier nach Durchbohrung der Zellhaut in das Innere der Zelle gelegt hatte, ohne dass diese Verletzung das Leben der Vaucheria aufhob[5].

§ 13.

Einleitung der Bildung neuer Primordialzellen; der Zellenkern.

Nirgends im Pflanzenreiche bleibt Protoplasma dauernd nackt, unbekleidet von einer festen Hülle. Wo immer Protoplasma in solchem Zustande vorkommt, da wird es früher oder später von einer elastischen permeablen Membran allseitig umschlossen. Das so entstandene zusammengesetzte Gebilde, die geschlossene Haut sammt Inhalt, führt den Namen einer Zelle. Auch die zunächst hüllenlosen Protoplasmaballen, welche aus oder in dem protoplasmatischen Inhalte fertiger Zellen entstehen, wenn die Masse dieses Inhalts ein bestimmtes Maass überschreitet (S. 70) — auch diese in Zellräume eingeschlossenen Primordialzellen halten weiterhin eine Umgränzung durch feste Zellmembranen an allen ihren Flächen: solche Primordialzellen, welche die Mutterzelle ausfüllen, eine neue derartige Umgränzung mindestens an denjenigen Flächen, mit denen die Primordialzellen einander, und nicht die Mutterzellhaut berühren. Das Auftreten der elastischen festen Zellhaut an der neu entstandenen Primordialzelle folgt in vielen Fällen der Bildung dieser erst nach geraumer Zeit.

phora glomerata an. Bei dieser Pflanze gelang es mir nicht, die besprochene Erscheinung künstlich hervorzurufen. Bei Vaucheria dagegen ist die Wiederholung des Versuchs fast stets von Erfolg.

1) De Bary in Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 10 (1860) p. 158.

2) a. a. O. p. 157. 3) a. a. O. p. 164.

4) A. Braun in Abh. Berl. Akad., phys. Cl. 1855, p. 21; Kloss im Frankfurter Museum, 1856, p. 218; Cienkowski in Bot. Zeit., 1857, p. 233.

5) Dieses Vorkommen ist schon früher wiederholt beobachtet: von Vaucher und von Unger nach Meyen, in Wiegmann Archiv, 6, 2, p. 79; ferner von Wimmer (Berichte schles. Gesellsch. 1834, p. 73), Morren (Bullet. acad. Bruxelles, 6, Nr. 4).

Google

Die neu gebildeten Primordialzellen sind während dieser Frist freie sphäroïdische, oder durch gegenseitigen Druck abgeplattete polyedrische Massen, deren Substanz, insbesondere deren äusserste Schicht sich dem aus lebenden Zellen gewaltsam ausgetriebenen, zu kugeligen Massen zusammengetretenen Protoplasma in allen Stücken ähnlich verhält. In vielen Fällen dagegen folgt der beginnenden, von aussen nach innen fortschreitenden Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle zu zwei oder mehreren neuen Primordialzellen die Bildung fester Zellhaut innerhalb der Trennungsfläche der Primordialzellen auf dem Fusse und Schritt vor Schritt. In dem Maasse, als die Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts sich mit einer allmälig tiefer eindringenden Ringfurche umgiebt, wird in dieser Furche, sie vollständig ausfüllend, die Anlage einer neuen festen Membran gebildet: zunächst von Form einer schmalen Ringleiste, aber allmälig an Breite zunehmend, eine durchbohrte Scheibe darstellend, die endlich bei noch weiter in centripetaler Richtung vorschreitender Verbreiterung zu einer vollständigen Scheidewand sich schliesst (§ 14).

Der Ring von Zellhautstoff, welcher bei dem Eintritt der Bildung einer festen Zellhaut während der allmälig von der Aussenfläche nach dem Centrum fortschreitenden Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer Zelle in mehrere Primordialzellen sich bildet und durch Verbreiterung nach und nach zur Scheidewand sich schliesst, ist der Innenfläche der alten Zellhaut in so scharfem Winkel angesetzt, und schneidet so genau in den protoplasmatischen Zelleninhalt ein, dass die Vorstellung nahe liegt, die Trennung dieses Inhaltes geschehe in Folge des allmäligen Hineinwachsens der Scheidewand: das Auftreten dieser Scheidewand sei die primäre Erscheinung, die nächste Ursache des Zerfallens des Zelleninhaltes in mehrere Primordialzellen. Diese Auffassung hat mehrere Vertreter gefunden, zuletzt an Pringsheim, der das Auftreten der ringförmigen Anlage der Scheidewand mit der hier und da vorkommenden Faltenbildung der inneren Lamelle der Zellhaut unter einen Gesichtspunkt zu bringen suchte[1]). Diese Anschauung bedingt nothwendig die Annahme eines wesentlich verschiedenen Hergangs bei der Zellvermehrung mit allmäliger Ausbildung der Scheidewand und bei derjenigen, während deren die Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle in zunächst hüllenlose Primordialzellen, vor dem Auftreten fester, diese trennenden Scheidewände nachgewiesen werden kann. Es bestehen nun aber Fälle, welche schrittweise Uebergänge zwischen diesen beiden Formen der Zellbildung unzweifelhaft darstellen (vergl. § 14). Diejenige Auffassung, welche beiden Erscheinungen die nämliche nächste Ursache, eine selbstständige Thätigkeit des protoplasmatischen Inhalts, zu Grunde legt, ist deshalb die wahrscheinlichere, berechtigtere. Sie ist es um so mehr, als in weitester Verbreitung der Bildung neuer Zellen innerhalb einer Mutterzelle noch andere sichtbare Aenderungen der Anordnung des Inhalts vorangehen, ohne deren Eintritt die Neubildung von Zellen bei den betreffenden Pflanzen niemals vor sich geht und auf deren Erscheinen in der grossen Mehrzahl der Fälle die Neubildung von Zellen unfehlbar folgt.

In allen jugendlichen, der Bildung neuer Zellen fähigen Zellen von Gefässpflanzen, Muscineen und sehr vieler Algen findet sich ausnahmslos im Protoplasma ein Gebilde von der Form eines Rotationskörpers, dessen Gestalt je nach specifischen Unterschieden kugelig bis abgeplattet linsenförmig ist. Der Aggregationszustand dieses Körpers schwankt zwischen dem festen und dem flüssigen, gleich dem des Protoplasmas. In vielen Fällen ist er von grösserer Consistenz, in stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als dieses, in anderen von geringerem. Die mikrochemischen Reactionen seiner Substanz gleichen im Allgemeinen denen des

1) Pringsheim, Unters. über Bau und Bildung der Pflanzenzelle.

Protoplasma, nur lassen sie durchweges auf einen grösseren Gehalt an eiweissartigen Stoffen schliessen. Die peripherische Schicht des Körpers ist sichtlich dichter, stärker lichtbrechend, als seine innere Masse. Wo er der genaueren Beobachtung zugänglich ist, erscheint seine äusserste Schicht auf dem optischen Durchschnitte als ein doppelt contourirter Saum, dessen innerer Contour aber gegen die innere Substanz nicht scharf abgegränzt ist, sondern allmälig in dieselbe übergeht. Es lässt sich diese peripherische Schicht durch kein bekanntes Mittel als gesonderte Membran darstellen. Sie steht in dem nämlichen Verhältniss zu der inneren Masse, wie die hyaline Hautschicht eines Ballens von Protoplasma zu deren innerer, körnerreicher Substanz. Dieser Körper führt den Namen des Kerns (Nucleus, Cytoblast) der Zelle[1]). Oft enthält der Kern bestimmt geformte, festere Inhaltskörper, deren mikrochemische Reactionen meist seinen eigenen entsprechen, in einigen Fällen aber denen des Amylum gleichen, die Kernkörperchen (Nucleoli). Ihre Anwesenheit und Zahl ist vielfach schwankend.

Die Substanz des Kerns unterscheidet sich von der des umgebenden Protoplasma ferner durch einen abweichenden Grad der Trübung durch ihr eingelagerte, festere Körperchen. In den meisten Fällen ist ihre Zahl und Grösse weit geringer, der Kern ist im Vergleich mit dem Protoplasma von glasartiger Durchsichtigkeit. Nur selten ist seine Substanz körnerreicher, als die des Protoplasma (so in den Staubfadenhaaren von Tradescantia). Seine Substanz ist in der Regel farblos; in seltenen Fällen ist er durch Chlorophyll grün gefärbt [so sehr oft aber nicht immer in dem jungen Kern der Sporen von Anthoceros laevis[2]); constant in denen von Blasia pusilla]. Seine ganze Masse ist meistens dichter als die des umgebenden Protoplasma, oft aber auch schwächer lichtbrechend und minder dicht, so z. B. in den Pollenmutterzellen der Tradescantien, Passifloren und Abietineen, in den Sporenmutterzellen von Equisetum, Psilotum und Phascum, in den Zellen des Vorkeims von Gagea lutea, der Blumenblatthaare von Hibescus Trionum. Die Substanz solcher Kerne gerinnt sehr leicht. Schon nach wenigen Augenblicken des Verweilens im Wasser sinkt sie zu einem unregelmässig rundlichen Ballen kleineren Volumens zusammen, welcher stärker lichtbrechend und von weit festerer Consistenz ist[3]). Stets ist der Zellenkern dem Protoplasma eingelagert. Wo dieses nicht den ganzen Zellraum erfüllt, ist er dem Wandbeleg eingebettet, oder er befindet sich inmitten einer Anhäufung von Protoplasma, welche durch Strömungsfäden mit dem Wandbelege in Verbindung steht. Die der Beobachtung zugänglichen frühesten Entwickelungszustände neu sich bildender Zellenkerne erscheinen als sphäroïdische Tropfen oder Massen durchsichtiger homogener Substanz; welche da, wo wenige neue Kerne in einer Zelle sich bilden, beim ersten Auftreten von dem definitiven Volumen sind, wo viele gleichzeitig in einer Zelle entstehen, einen geringeren Umfang haben, als denjenigen, welchen sie weiterhin durch Wachsthum erreichen. Der erste Fall tritt ein, z. B. bei der Bildung der für die Tochterzellen bestimmten, sekundären

1) R. Brown in Linn. Transact. 16, 1833, p. 712 (Entdeckung); Schleiden in Müllers Archiv 1838, p. 137 (Nachweis, dass sein Auftreten der Zellbildung vorausgeht). Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 38 (Darlegung der bläschenähnlichen Beschaffenheit).

2) Nägeli, Zeitschr. f. wissenscht. Bot. 1, 1851.

3) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 426, 671; vergl. Unters. p. 98.

Digitized by Google

Kerne von Pollen- und Sporenmutterzelle[1]), der Gliederzellen der Haare von Tradescantia und Hibiscus Trionum[2]), der Spreublättchen der Farrnkräuter[3]); der zweite, bei der Bildung der Kerne für die Keimbläschen, deren Gegenfüsslerzellen und die frei entstehenden Endospermzellen der Phanerogamen[4]). Das Auftreten der Kerne erfolgt allerwärts innerhalb des Protoplasma; wo dieses einen Beleg der Innenfläche der Zellhaut bildet, innerhalb dieses Wandbelegs[5]). Die Zellkerne sind bei ihrem ersten Sichtbarwerden entweder ohne alle feste Bildung im Innern, so die sekundären Zellkerne in den Pollenmutterzellen von Tradescantia, von Pinus silvestris und P. Laricio, in den Sporenmutterzellen von Equisetum und Psilotum, in den Kernen für die Endospermzellen von Iris, Pothos longifolia[6]). Oder sie zeigen gleich bei der Individualisirung eine Mehrzahl von Kernkörperchen; so in den Staubfadenhaaren von Tradescantia, in den Blumenblatthaaren von Hibiscus Trionum, in den Kernen für die Endospermzellen von Fritillaria imperialis[7]). Oder sie enthalten beim ersten Sichtbarwerden ein bis zwei Kernkörperchen, so in der grossen Mehrzahl der Fälle. Zellenkerne, welche in der frühen Jugend dieser Körperchen entbehren, erhalten deren häufig späterhin; so die sekundären Kerne der Pollenmutterzellen von Pinus (wo bei Pinus balsamea diese festeren Körperchen als Amylum reagiren[8]); ein Fall, der auch bisweilen in den für die Sporen bestimmten Zellenkernen von Anthoceros laevis vorkommt[9]). Niemals aber werden Kernkörperchen früher an der Stelle sichtbar, wo ein Zellenkern entstehen soll, als dieser Zellenkern selbst[10]). Nirgends ist beobachtet, dass in beweglichem, strömendem Protoplasma Zellenkerne sich bilden. Wo in beweglich gewesenem Protoplasma ihre Entstehung erfolgt, da ist dasselbe zuvor in einen Zustand der Ruhe übergegangen: so im protoplasmatischen Wandbeleg des befruchteten Embryosacks von Anemone nemorosa, Ranunculus acris bei Bildung der Kerne für die Endospermzellen, bei der Sporenbildung der Myxomyceten[11]).

Nach den mitgetheilten Thatsachen lässt die Bildung des Zellenkerns sich auffassen als die Trennung der eiweissreichsten Theile des Protoplasma von dessen übriger Substanz und als das Zusammentreten dieser Theile im Innern des Protoplasma zu einem sphäroïdischen Ballen oder Tropfen; als die Ausscheidung eines Theiles des Protoplasma der Zelle in bestimmter Form, welche Ausscheidung nur auf einem bestimmten, von dem der spontanen Beweglichkeit weit verschiedenen Entwickelungszustande des Protoplasma erfolgt und gemeiniglich

1) Hofmeister a. a. O. 2) Hofmeister, Entstehung des Embryo, 7.

3) Dessen vergl. Unters., Taf. 16, fig. 24. 4) Dessen Entstehung des Embryo, 1, p. 11.

5) Ders. in Abh. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 7, p. 701; und in Pringsheims Jahrbüchern, 2, p. 383.

6) Hofmeister, Entstehung des Embryo, Taf. 10, fig. 15. Ders. in Abhdl. k. sächs. Gesellsch. der Wiss., math. phys. Cl., 5, Taf. 9, fig. 10.

7) Hofmeister, Entstehung des Embryo, Taf. 8, fig. 11.

8) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 671. 9) Mohl in Linnaea, 13, 1839, p. 280.

10) Die im Text gegebenen Thatsachen widerlegen erschöpfend die von Schleiden aufgestellte (Müllers Archiv 1838, p. 137; Grundzüge, 1. Aufl. 1, p. 192), von Nägeli vertheidigte (Ztschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 34) Anschauung, dass die Zellenkerne in der Art gebildet würden, dass ihre Substanz um ein präformirtes Kernkörperchen sich ansammele — eine Ansicht, die heute noch in der Zootomie die Oberhand zu haben scheint.

11) De Bary in Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 137.

Digitized by Google

der Bildung von Primordialzellen aus oder in dem Protoplasma kurze Zeit vorausgeht. Die Ausscheidung der Kernkörperchen im Inneren der Zellenkerne ist offenbar ein secundärer, durch die Gestaltung dieser erst bedingter Vorgang.

In den Pflanzen, deren Zellen Kerne enthalten, findet nie die Bildung einer neuen Zelle statt, ohne dass zuvor ein neuer, für sie bestimmter Kern gebildet worden wäre. Jede Zelle enthält somit einen primären Kern. Wenn eine Neubildung von Zellen in ihr anhebt, so erfolgt die Bildung so vieler secundärer Zellkerne, als neue Zellen gebildet werden sollen. Die Bildung neuer Zellenkerne geschieht in allen Fällen vegetativer Zellvermehrung, und auch in einigen reproductiver Zellvermehrung erst nach Auflösung des primären Kerns der Mutterzelle. Die Bildung neuer Zellkerne ausserhalb des eine Zeitlang noch sich erhaltenden primären Kerns der Mutterzelle ist auf einige Fälle reproductiver Zellenvermehrung beschränkt, die Bildung der Sporen einiger Muscineen und Gefässkryptogamen, die Bildung der Keimbläschen und der Gegenfüsslerzellen derselben der Phanerogamen, der Keimbläschen der Muscineen und Gefässkryptogamen.

Die vollständige Aufhebung der scharfen Umgränzung des Zellenkerns, seine Auflösung zu einer, den Mittelraum der Zelle erfüllenden Flüssigkeit lässt sich mit grösster Sicherheit in der Entwickelungsgeschichte des Pollens einiger Phanerogamen und der Sporen einiger Gefässkryptogamea nachweisen, bei denen die Substanz der Zellenkerne sehr leicht gerinnt. So bei Tradescantia, Pinus, Equisetum, Psilotum. Beim Herannahen des Zeitpunktes der Bildung der secundären Zellenkerne werden die Umrisse der primären Kerne der Mutterzelle mehr und mehr verwaschen. Es tritt ein Zeitpunkt ein, wo in der übrigens unveränderten Zelle die Gränze zwischen dem Zellenkerne und dem ihn umgebenden Protoplasma gar nicht mehr wahrnehmbar ist, und der Unterschied Beider erst dann zur Anschauung gelangt, wenn bei der Gerinnung der Substanz des Zellenkerns dieser sich zu einem kleineren Klumpen aus das Licht stärker brechender Substanz zusammenzieht. Endlich rückt ein Entwickelungszustand der Mutterzellen heran, auf welchem bei der Gerinnung der Substanz, welche bis dahin den Kern bildete, diese nicht zu einem einzigen Klumpen aus stärker Licht brechenden Stoffe zusammensinkt, sondern zu mehreren, zahlreichen, weit kleineren solchen Massen, die bei Tradescantia und Pinus ohne wahrnehmbare Ordnung durch den Raum der Zelle verstreut sind, bei Equisetum vorzugsweise im Aequator der Zelle sich häufen, bei Psilotum hier zu einer horizontalen Platte sich anordnen. Auf diese Entwickelungsstufe folgt unmittelbar die Bildung zweier neuer, secundärer Zellenkerne von Form abgeplatteter Ellipsoïde, deren Umgränzung beim ersten Auftreten eben so schwer wahrzunehmen ist, als die des primären Kerns kurz vor seiner Auflösung. Darauf vollzieht sich die Bildung je zweier kugeliger tertiärer Zellkerne aus der Substanz jedes der secundären unter ganz ähnlichen Erscheinungen, bei Tradescantia in der Regel nach Bildung einer im Aequator der Zelle liegenden Scheidewand, bei Pinus, Equisetum und Psilotum, ohne dass das Auftreten einer solchen Scheidewand vorausginge[1]). Die gleiche Reihenfolge von Vorgängen findet man bei Verfolgung der Bildung der secundären Zellenkerne in Haargebilden, welche in Zellvermehrung begriffen sind (so z. B. bei Tradescantia virginica, an den Staubfäden, bei Hibiscus Trionum an den Blumenblättern, bei Cucubalus baccifer an jungen Stängelgliedern), ferner in jungen Vorkeimen und Embryonen von Phanerogamen z. B. Leucojum vernum, Crocus vernus, in zur Theilung sich vorbereitenden Embryosäcken von Bartonia aurea, Monotropa hypopitis, Pyrola rotundifolia; und bei der Bildung je zweier tertiärer Zellkerne aus der Substanz der beiden secundären, in den Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis, Physcomitrium pyriforme, Funaria hygrometrica. In allen diesen, wie in noch vielen anderen Fällen geht dem Auftreten der zwei neuen Zellkerne das Verschwinden der deut-

1) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 428, 671; vergl. Unters. p. 98.

lichen Umrisse, die Verflüssigung des primären Zellkerns voraus[1]). Nirgends kann mit Sicherheit ermittelt werden, dass ein Zellenkern durch Abschnürung oder Zerklüftung sich theile. Entgegenstehende Angaben in Bezug auf das Verhalten der Kerne, namentlich in Mutterzellen

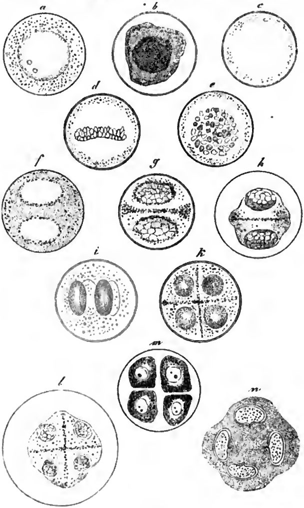


Fig. 16.

Fig. 16. Sporenmutterzellen der Lycopodiacee Psilotum triquetrum auf verschiedenen Zuständen der Theilung. *a*. Kurz vor Beginn der Auflösung des primären Kerns, in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium untersucht. Der Kern schwebt als grosser kugeliger Ballen aus durchscheinender Flüssigkeit im Mittelpunkte der Zelle. — *b*. Dieselbe Zelle, mit Chlorzinkiod

1) Hofmeister, Entstehung des Embryo Tafel 13, fig. 24 bis 26, Tafel 14, fig. 20 und 21, Taf. 9, fig. 8 und 9, Taf. 3, fig. 2 bis 4; Abhandl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math. phys. Cl., 5, Taf. 22, fig. 2, 3 und 11, Taf. 13, fig. 16 und 21; ebendaselbst, 4, Taf. 6, fig. 7 bis 11; vergl. Unters., Taf. 3, fig. 30 bis 32, Taf. 17, fig. 1 und 2.

von Pollen und Sporen beruhen nachweislich auf dem nahen Aneinanderliegen zweier aus der Substanz des aufgelösten primären völlig neu gebildeter, secundärer Kerne, so z. B. für Anthoceros[1]), für Allium[2]); Fälle, die namentlich nach dem Gerinnen der Substanz der Kerne oft sehr täuschende Bilder geben. Die Feststellung dieser Thatsache ist von Wichtigkeit insofern, als aus ihr hervorgeht, dass den Zellenkernen die Fähigkeit individueller Fortpflanzung überhaupt nicht zukommt.

In der Scheitelgegend des Embryosackes der Phanerogamen treten die für die Keimbläschen bestimmten Zellenkerne in Mehrzahl, Zwei bis Drei, selten mehr; und im entgegengesetzten Ende des Embryosacks die Kerne für die Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen auf, meistens ohne dass an dem primären Kerne des Embryosackes zunächst irgend eine Veränderung wahrzunehmen wäre. Vielmehr erhält sich dieser, oft an Grösse noch zunehmend, bis zum Augenblicke der Befruchtung[3]). Nur in wenigen Fällen verschwindet er schon früher, so bei Orchis, Funkia, Fritillaria[4]), ebenso in den Corpusculis die Coniferen[5]). In den Centralzellen der Archegonien von Muscineen und Gefässcryptogamen wird der primäre Kern sehr bald nach dem Auftreten des Kerns des einzigen (oder bei Salvinia der zwei) Keimbläschen verflüssigt[6]). In den Sporenmutterzellen von Anthoceros, Physcomitrium und Funaria erhält sich der primäre Kern bis nach Ausbildung der tertiären, allmälig blasser und durchsichtiger werdend, und verschwindet erst kurz vor der Bildung der Wände der Specialmutterzellen[7]). Die Bildung der secundären Kerne geht bei allen Gefässpflanzen und Muscineen, sowie bei sehr vielen Algen der Sonderung des Zelleninhaltes in neue Primordialzellen längere Zeit voraus. Aus der Vergleichung verschiedener Entwickelungszustände lässt diese Frist sich bestimmen bei den Pollenmutterzellen von Tradescantia auf zwei bis drei Tage, bei denen von Pinus Laricio auf einen bis zwei Tage, bei den Sporenmutterzellen von Psilotum triquetrum auf vier bis fünf Tage. Eine erhebliche Abweichung hiervon zeigen nur einige Algen aus der Familie der Conjugaten. Bei Spirogyra bemerkt man erst dann zwei secundäre Kerne, dicht aneinander liegend, an der Stelle des primären, wenn die Bildung der ringförmigen Anlage der die zwei neuen Primordialzellen trennenden Scheidewand bereits begonnen hat. Bei Craterospermum, Mougeotia und anderen Me-

behandelt. Protoplasmatischer Inhalt und Kern sind geronnen und geschrumpft. — *c.* Nach Auflösung des primären Kerns, in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium untersucht. — *d.* Dieselbe Zelle nach kurzem Liegen in Wasser. Die eiweissartige Flüssigkeit im Mittelraum ist zu unregelmässigen Klumpen geronnen, die in der Aequatorialebene der Zelle zu einer plattenförmigen Anhäufung sich gruppirten. — *e.* Dieselbe Zelle, senkrecht auf die Aequatorialebene gesehen. — *f.* Nach Neubildung der secundären Kerne. — *g.* Etwas später, nach Bildung einer Körnchenplatte zwischen den Kernen. Die Substanz dieser Kerne ist im Beginn des Gerinnens. — *h.* Eben solche Zelle, mit Zuckerwasser behandelt. Die quellende Membran hat sich vom schrumpfenden Inhalte abgehoben. Die Körnerplatte in der Aequatorialebene setzt der Schrumpfung Widerstand entgegen. — *i.* Nach Neubildung der vier tertiären Kerne; Ansicht senkrecht auf die Zellenachse. — *k.* Etwas späterer Zustand, nach Bildung von Körnerplatten zwischen den tertiären Kernen; Ansicht auf einen der Pole der Zelle. — *l.* Eben solche Zelle, nach Liegen in Zuckerwasser und Aufquellen der Membran. — *m.* Nach erfolgter Theilung in 4 Tochterzellen; die Wände derselben quellen schon in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium auf. — *n.* Nach Bildung der Sporen; jene Quellung ist noch stärker (die gequollene Substanz ist glasartig durchsichtig, die Schattirung in Punktmanier soll nur ausdrücken, dass die Räume zwischen den Sporen nicht von Flüssigkeit, sondern von Membransubstanz erfüllt sind).

1) Schacht in Bot. Zeitg., 1850, Taf. 6, fig. 18.

2) Wimmel, ebendas., Taf. 5, fig. 34, 40, 44.

3) Hofmeister, Entst. des Embryo, 58; Abhandl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math. phys. Cl., 5, p. 690.

4) Dessen Entst. d. Embryo, Taf. 2, fig. 3, Taf. 8, fig. 8 und 9, Taf. 13, fig. 3 bis 5.

5) Dessen vergl. Unters. 130.

6) Desselben Ber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1854, p. 96; Abhandl. ders. Gesellsch., math. phys. Cl. 3, p. 605.

7) Mohl in Linnaea, 1839, p. 281; Hofmeister, vergl. Unters., 74.

Digitized by Google

socarpeen ist der primäre Kern sogar während der Anlegung dieses Ringes noch vorhanden; er verschwindet, und es bildet sich für jede der neu entstehenden Zellen ein neuer erst während der allmäligen Ausbildung dieser Scheidewand[1]).

Nicht immer folgt dem Auftreten eines neuen Zellenkerns die Individualisirung einer denselben einschliessenden Protoplasmamasse zu einer Primordialzelle. In einigen der Reproduction dienenden Zellen der Phanerogamen erscheinen häufig Zellkerne, welche wieder verschwinden, ohne dass es zur Bildung von Zellen um sie gekommen wäre.

Solche transitorische Kernbildung findet sich in Pollenzellen von Lilium, Oenothera[2]), von Narcissus u. A.; im befruchteten Embryosacke der endospermlosen Phanerogamen[3]). So z. B. gelegentlich und unbeständig bei Tropaeolum, Orchis, Najas.

In ganz constanter Weise findet sich die Bildung von Kernen, auf welche Zerklüftung des Zelleninhaltes zu Primordialzellen nicht folgt, bei Leptomites lacteus (Saprolegnia lactea). »Die dichotomisch verzweigten Fäden, aus welchen diese Pflanze besteht, sind stellenweise mit Stricturen versehen, welche ihnen ein gegliedertes Ansehen geben. Jedoch stehen die Glieder durch die offenen Stricturen hindurch in ununterbrochener Communication, so dass der ganze Faden vor seiner Fructification streng einzellig ist. In jedem Gliede liegt meist in der Nähe der Strictur ein grösserer Kern, welcher seinen Ort wechselt und häufig der Strictur eingezwängt, dieselbe verschliesst. In älteren Gliedern findet man mehrere Kerne[4]).«

Weitere Vorboten der Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer in Vermehrung begriffenen Zelle treten nach der Bildung zweier neuer secundärer Zellenkerne in der Art auf, dass körnige, dem Protoplasma der Zelle eingelagerte Bildungen zwischen je zwei Kernen zu einer, auf der die Mittelpunkte der beiden Kerne verbindenden Linie senkrechten Platte sich anordnen. So in den Pollenmutterzellen vieler Phanerogamen, z. B. Passiflora coerulea[5]), in den Sporenmutterzellen von Equisetum. Solche plattenförmige Anhäufungen finden sich auch in dem protoplasmatischen Inhalte derartiger Zellen dieser Pflanze, der sich zu einer, den Zellraum nicht ausfüllenden Kugel zusammengezogen hat. Die Scheidewand, welche demnächst die Zelle in zwei Hälften theilen wird, geht genau durch die Mitte der Körnerplatten. In vielen Fällen ist die Anhäufung so schmal, und aus so kleinen Kernchen gebildet, dass sie auf dem optischen Durchschnitt der Zelle nur als dunkler Streifen erscheint[6]), so bei den Pollenmutter-

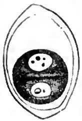


Fig. 17.

Fig. 17. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Bildung zweier secundärer Kerne und einer, auf der Verbindungslinie der Mittelpunkte derselben stehenden Kornerplatte, aus einer etwas abgewelkten Anthere genommen und in deren Inhaltsflüssigkeit untersucht. Die durch Verdunstung bewirkte Steigerung der Concentration dieser Flüssigkeit hat die Contraction des protoplasmatischen Zelleninhalts zur Kugel zu Wege gebracht. Man erkennt, dass die Körnerplatte ausser allem Zusammenhange mit der Zellhaut steht.

1) De Bary, Unters. üb. die Conjugaten, p. 17. 19.

2) Nägeli, Entwickelungsgesch. des Pollens, Zürich, 1842, Taf. 2, fig. 26, 42, bei Lilium als Zellenbildung gedeutet.

3) Hofmeister in Pringsheims Jahrbüchern, 1, p. 186.

4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 2, p. 230.

5) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 654.

6) Unger, merismat. Zellenbildung, 4, der indess diesen Streifen irrthümlich als Anlage der festen Scheidewand deutet.

Digitized by Google

zellen von Hemerocallis. Aehnliche plattenförmige Anhäufungen finden sich in den zur Tochterzellenbildung sich anschickenden Endzellen der Staubfadenhaare von Tradescantia, der Blumenblatthaare von Hibiscus, der rückwärts sprossenden Embryoträger von Orchis. Anderwärts bildet sich, anstatt einer solchen Körnerplatte, ein Körnergürtel, ein Ring aus Körnchen, dessen Durchmesser ebenfalls zu der, die Mittelpunkte der beiden secundären Kerne verbindenden Linie senkrecht ist, so oft in den Sporenmutterzellen von Equisetum [1]), von Psilotum, stets in den Pollenmutterzellen von Pinus. Hier spaltet sich nachher der Gürtel in zwei aneinander parallele Zonen, zwischen denen die Scheidewand verlauft, welche die Zelle in zwei Hälften theilen wird, dafern es überhaupt zur Bildung einer solchen kommt, dafern nicht vor Zerklüftung des Inhalts der Mutterzelle in zwei Tochterzellen die beiden secundären Kerne wieder aufgelöst und an ihrer Stelle vier tertiäre gebildet werden, die nach den Ecken eines Tetraeders sich ordnen [2]). In den Zellen junger Moosblätter, welche noch in lebhafter Vermehrung begriffen sind, bildet sich in jeder Zelle ein einziger relativ grosser Chlorophyllkörper von Form eines stark abgeplatteten Ellipsoïds. Bevor eine Theilung der Zelle erfolgt, erscheinen in ihr nicht allein an der Stelle des verschwindenden primären Kerns zwei neue secundäre Kerne, sondern es zerfällt auch der Chlorophyllkörper in zwei, von der Fläche des Blatts gesehen ebenfalls kreisrunde Chlorophyllmassen, deren jede einen der secundären Kerne einschliesst, und zwischen denen die Scheidewand erscheint, welche die Zelle in zwei Tochterzellen theilt [3]). Auch bei Anthoceros laevis folgt dem Auftreten zweier neuen Zellenkerne in älteren, zur Theilung bestimmten Zellen der Aussenfläche die Zerklüftung des einzigen, grossen, platten Chlorphyllkörpers, welcher den primären und die secundären Zellenkerne einschloss, in zwei, zwischen denen die später auftretende Theilungswand der Zelle verlauft [4]). Auch diese Erscheinungen, welche gleich dem ihnen vorausgehenden Auftreten neuer Zellenkerne in der Regel die sehr nahe bevorstehende Bildung neuer Zellen ankündigen, haben nicht unbedingt, und nicht in allen Fällen die Sonderung des Zelleninhalts in neue Primordialzellen zur Folge. Die Körnerplatten bei Passiflora werden häufig, die Körnergürtel bei Pinus und Equisetum in der Regel sammt den beiden grossen sekundären Kernen wieder aufgelöst, noch bevor es zur Bildung neuer Primordialzellen kam. Es bilden sich vier, bei Passiflora coerulea oft auch mehr tertiäre Zellenkerne und zwischen je zweien dieser neue Körnerplatten. Da erst erfolgt die Theilung der Mutterzelle in so viele Tochterzellen, als Zellenkerne vorhanden waren [5]). Bei Anthoceros zeigen die Zellen der Wandungen des oberen Theils halbentwickelte Früchte, ziemlich ausnahmslos zwei Chlorophyllkörper, deren jeder einen Zellenkern einschliesst, ohne dass noch eine Theilung der Zellen vor sich ginge [6]).

Man könnte geneigt sein, der Spaltung und Verdoppelung der eigenthümlich gestalteten Chlorophyllmassen, welche in den Zellen vieler Zygnemaceen und aller Desmidieen jeder vegetativen Zellenvermehrung unmittelbar folgt unter den nämlichen Gesichtspunkt zu bringen. Dieses erscheint aber darum unzulässig, weil dieselben Erscheinungen auch in solchen Zellen eintreten, die, zur Copulation bestimmt, das Ende des vegetativen Lebens erreichen.

1) Hofmeister, vergl. Unters., 98. 2) Vergl. Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 671.
3) Derselbe, vergl. Unters., 63. 4) Derselbe, ebendaselbst, 3.
5) Derselbe in Bot. Zeit., 1848, p. 651, 671. 6) Derselbe, vergl. Unters., 4.

Digitized by Google

§ 14.

Zellbildung aus dem gesammten Protoplasma der Mutterzelle.

In der Mannichfaltigkeit der, bei der Neubildung von Pflanzenzellen wahrnehmbar werdenden Erscheinungen treten uns zunächst zwei grosse Verschiedenheiten entgegen. Entweder geht der ganze bildungsfähige Inhalt der Mutterzelle, das Protoplasma mit seinen sämmtlichen Einschlüssen, in die Bildung der neuen Primordialzellen ein. Die Mutterzelle schliesst dann mit der Hervorbringung von Tochterzellen ihr selbstständiges Dasein. Dies ist die Tochterzellbildung aus dem gesammten Zelleninhalte. Oder aber es wird nur ein Theil des Protoplasma und der Einschlüsse der Mutterzelle zur Neubildung von Zellen verwendet. Die Tochterzellen leben dann vorerst in der zunächst noch fortvegetirenden Mutterzelle, zu der sie sich verhalten etwa wie die Embryonen eines Säugethieres zum mütterlichen Organismus: Zellenbildung im Zelleninhalte.

Die erstere Form der Zellenbildung ist die im Pflanzenreiche weitaus verbreitetere. Innerhalb des vegetativen Wachsthumes kommt sie — von krankhaften und zugleich zweifelhaften Erscheinungen abgesehn — allein und ausschliesslich vor. Wo sie als Zellenvermehrung auftritt, wo mehr als eine neue Zelle aus dem Inhalt einer Mutterzelle gebildet werden, wo also die Bildung von Primordialzellen durch Theilung des Inhalts der Mutterzelle erfolgt, da zeigt die Beobachtung überall, wo überhaupt eine Allmäligkeit der Entwickelung sichtbar ist, wo nicht etwa die Trennung der Inhaltsmassen urplötzlich geschieht, dass vielmehr die Sonderung des Zelleninhalts zu neuen Primordialzellen von der Peripherie nach dem Centrum vorschreitet. Die Trennung des Zelleninhalts in mehrere Primordialzellen stellt sich als Abschnürung dar. Die Modificationen, unter denen sie auftritt, beziehen sich auf die Zeit und den Ort des Erscheinens fester, elastischer Membranen um die zu neuen Primordialzellen gesonderten Inhaltsmassen der Mutterzelle; auf das räumliche Verhältniss dieser Primordialzellen zur Höhlung der Mutterzelle, sowie zu einander; endlich auf die Zahl der neu gebildeten Primordialzellen.

Es bedingt diese Form der Zellenbildung, um überhaupt als Bildung neuer Zellen in die Erscheinung treten zu können, allgemein und selbstverständlich eine Aenderung des Verhältnisses zwischen dem Volumen der Zellhöhle und des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Ungunsten des letzteren. Wo innerhalb der festen elastischen Haut einer Zelle der protoplasmatische Inhalt zu einer einzigen oder zu mehreren neuen, den Raum der alten Zellmembran nicht ausfüllenden neuen Zelle sich gestaltet, da muss nothwendig entweder eine relative Zunahme des Zellraumes durch tangentiale Dehnung der Zellwand, oder eine Abnahme des Umfanges des protoplasmatischen Zelleninhalts stattfinden. Und auch da, wo bei der Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle zu mehreren primordialen Tochterzellen diese den Raum jener von Anfang an völlig ausfüllen, ist eine Aenderung des Verhältnisses der räumlichen Ausdehnung von Zellhöhlung und protoplasmatischem Inhalt der Zelle nöthig, um den Platz für die Anlegung der Membranen der Tochterzellen, sei es auch nur den für die festen Scheidewände herzustellen, durch welche die Tochterzellen von einander

getrennt werden. Allerwärts, wo der Entwickelungsgang der genaueren Beobachtung und Messung zugänglich ist, wird dabei das Raumverhältniss zwischen Zellhöhle und protoplasmatischem Zelleninhalt durch Verkleinerung des letzteren geändert; eine Verkleinerung, die nur selten von einer Volumzunahme der Zellhöhle begleitet ist (z. B. bei den Sporenmutterzellen von Phaseum). Die Fälle sind sehr zahlreich, in denen innerhalb der ihr Volumen nachweislich nicht verändernden Zellhöhlung der protoplasmatische Inhalt zu einem oder mehreren, zunächst (oft während längerer Zeit) einer festen, elastischen Hülle entbehrenden, sphäroïdischen oder doch abgerundeten Massen sich ballt. Und bei keinem der Vorgänge der Neubildung mehrerer Tochterzellen aus dem gesammten Inhalte einer Mutterzelle, während deren eine messbare Zunahme des Volumens der Höhlung dieser stattfindet, geben die beobachteten Maasse einen Anhalt zu der Annahme, dass das Volumen des protoplasmatischen Inhalts der Zelle völlig stationär bleibe, keine relative Abnahme im Zeitpunkte der Zerklüftung zu mehreren Primordialzellen erfahre.

Die Contraction des protoplasmatischen Inhalts, und die längere Dauer des Mangels einer festen, elastischen Haut um die neugebildeten Primordialzellen sind Thatsachen von entscheidender Wichtigkeit für die Auffassung des Vorganges der Zellbildung überhaupt. Um sie vollständig festzustellen, bedarf es der Anführung zahlreicher Beispiele. Ich gebe im folgenden eine Zusammenstellung solcher: unvermeidlich ist es, dabei auf Vorgänge nochmals einzutreten, die schon in den vorausgehenden §§ als Belege für andere Erfahrungssätze erörtert wurden. — Jene Erscheinungen sind zunächst sehr deutlich zu beobachten bei Bildung der Schwärmsporen von Algen und Pilzen. Sie alle entbehren bei der Anlegung und die meisten selbst noch während des Schwärmens, mindestens während der ersten Zeit desselben, der festen Zellhaut vollständig; ihr Körper ist nur von der Hautschicht des Protoplasma umgränzt. Den Beweis für die Abwesenheit der festen Membran liefert das Zerfliessen der Sporen, welches eintritt, wenn dieselben durch Quetschung, Verletzung, plötzliche Erwärmung auf eine Temperatur von etwa + 50° C., durch Entziehung des Sauerstoffs (vermittelst der Abschliessung des Wassers, in welchem sie sich bewegen, von der freien Luft) getödtet werden. Die Schwärmspore nähert unter solchen Verhältnissen ihre Form der Kugel; es bilden sich Vacuolen innerhalb ihres Protoplasma an Stellen, wo deren normal keine vorkommen; diese Vacuolen nehmen an Umfang zu, sie drängen sich aus der Hautschicht hervor, indem diese über dem meist hervorragenden Punkte der Vacuole immer dünner wird, endlich sich ganz zurückzieht und der Vacuolenflüssigkeit gestattet, in das umgebende Wasser sich zu ergiessen. Dann wird von Innen heraus die Masse der Schwärmsporen angegriffen; ihre Substanz vertheilt sich unter fortdauerndem Aufquellen mehr und mehr im Wasser, endlich auch die der peripherischsten Schicht, ohne dass während dieser Vorgänge eine Elasticitätserscheinung der Hautschicht oder eine das Wasser vom Protoplasma trennende Membran sichtbar würde[1]). Der nämliche Beweis ergiebt sich ferner aus der Trennung derselben in zwei Hälften, die beim Ausschlüpfen aus der engen Oeffnung der Mutterzelle bisweilen vorkommt (S. 29), und noch schlagender aus der Zweitheilung von Schwärmsporen durch Abschnürung, wie sie bei der Saprolegniee Aphanomyces bisweilen abnormer Weise, regelmässig und normal aber bei vielen Myxomyceten eintritt. Die Schwärmsporen von Aphanomyces entstehen in sehr grosser Zahl innerhalb derselben Mutterzelle, in welcher sie in einer Längsreihe geordnet sind. Nach dem Austritt aus derselben bleiben sie vor der Mündung zunächst liegen, und ordnen sich, indem jede nachgeschobene an einer Stelle geringen Widerstands zwischen die bereits ausgetretenen sich eindrängt, zu einem Hohlkörper von Form eines Kugelmantels. In dieser Anordnung erhalten sie jede eine Umkleidung mit einer festen Zellhaut, und bilden so eine Hohlkugel, aus parenchymatisch verbundenen polye-

1) Mohl in Bot. Zeitg., 1855, p. 694.

drischen Zellen. Der protoplasmatische Inhalt jeder dieser Zellen schlüpft nach kurzer Zeit aus, und bewegt sich als kurz hirnförmig, mit zwei seitlich angehefteten schwingenden Wimpern, deren eine nach vorn, eine nach hinten gerichtet ist, im Wasser umher. Von jenen polyedrischen Zellen übertreffen einige die übrigen häufig um das Doppelte an Volumen. Höchst wahrscheinlich beruht dies darauf, dass während des Durchdrängens durch die enge Mündung der Sporenmutterzelle zwei der primordialen Schwärmsporenanlagen mit einander vollständig verschmolzen. Aus diesen grossen Zellen schlüpfen Schwärmsporen von der doppelten Grösse der übrigen aus. Diese sind länglich, und tragen an jedem Ende ein Wimperpaar. Während des Schwärmens streckt der Körper solcher Sporen sich mehr und mehr in die Länge; er krümmt sich, beide Enden bald nach der nämlichen, bald nach entgegengesetzten Seiten wendend. Die Bewegungen machen den Eindruck, als strebten beide Enden sich von dem Mitteltheile loszureissen. Endlich beginnt der ganze Körper, unter beständiger Fortdauer der Krümmungen, sich in der Mitte quer einzuschnüren. Die Einschnürung schreitet rasch so weit fort, dass die beiden Hälften nur noch durch einen kurzen Faden verbunden sind. Dieser wird zerrissen, die abgerissenen Stücke werden jedes in die Masse einer der getrennten Hälften eingezogen, und diese zwei Hälften, jede genau von Form und Grösse einer gewöhnlichen Zoospore, suchen das Weite [1]). — Die Schwärmsporen der Myxomyceten nehmen nach dem Ausschlüpfen des protoplasmatischen Inhalts der ruhenden Sporen aus deren starren Häuten ziemlich rasch an Grösse zu. Wenn sie nicht ganz das Doppelte der ursprünglichen erreicht haben, vermehren sie sich durch Zweitheilung. Die Bewegungen werden träger, hören zuletzt auf, die schwingende Wimper und die contractile Vacuole verschwinden. Der Körper nimmt eine breit oblonge, an beiden Enden gleichmässig abgerundete Form an. Nun beginnt er sich in der Mitte quer einzuschnüren, und ist, indem die Einschnürung rasch centripetal fortschreitet, nach wenigen Minuten in zwei Kugeln zerfallen. Die beiden kugeligen Theilungsprodukte beginnen sofort dieselben Gestaltveränderungen, wie die eben ausgekrochenen Schwärmer, nehmen alsbald längliche Form an, und bewegen sich mit Hülfe einer schwingenden Wimper [2]).

Bei der Bildung von Schwärmsporen aus dem protoplasmatischen Inhalte einer Mutterzelle findet allgemein eine Volumenverminderung des zu neuen Primordialzellen sich individualisirenden Protoplasma statt. Bei Bildung nur einer Schwärmspore innerhalb der Mutterzelle giebt diese Verkleinerung sich zu erkennen durch die Abrundung des Inhalts an den Ecken und Kanten der Höhlung der Mutterzelle, deren Umfang stationär bleibt. So bei Vaucheria clavata [3]), bei Oedogonium und Bulbochaete [4]), bei Stigeoclonium [5]) Chaetophora [6]) u. s. w. Wo mehrere Schwärmsporen aus dem protoplasmatischen Inhalte einer Mutterzelle gebildet werden, wird die Zusammenziehung der Masse der Sporen in der Abrundung derselben, in dem Auftreten von wässeriger Flüssigkeit erfüllter Räume zwischen denselben kenntlich, und zwar sowohl dann, wenn der protoplasmatische Wandbeleg mit auf der Zellwand senkrechten Trennungsflächen in eine Anzahl von Primordialzellen sich zerklüftet, welche dann zunächst in eine die Intracellularflüssigkeit einschliessende Schicht von Form eines Hohlkörpers geordnet sind, wie nicht minder bei dem Zerfallen des, eine Vacuole mit Intracellularflüssigkeit einschliessenden Wandbelegs in eine Anzahl linienförmig geordneter Primordialzellen, deren jede gleich bei der Entstehung eine grössere Vacuole enthält, als auch dann, wenn der den Hohlraum der Zelle gleichmässig ausfüllende protoplasmatische Inhalt mit nach allen Richtungen des Raumes gestellten Trennungsflächen in neue Primordialzellen sich theilt. Der erstere Fall, der bei Weitem häufigere, tritt ein z. B. bei Bildung der Schwärmsporen von Hydrodictyon. Bei Herannahen des Zeitpunktes derselben verschwinden die dem chlo-

1) De Bary in Pringsheims Jahrb. 2, p. 175.
2) De Bary in Siebold und Kölliker Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 10, p. 153.
3) Unger, die Pflanze im Momente d. Thierwerdung, fig. 7.
4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 26.
5) Nägeli in dessen pflanzenphysiol. Unters., 1, p. 37.
6) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot. 14, Tf. 19, f. 2).

rophyllreichen Wandbeleg der Mutterzelle eingelagerten Amylumkörnchen, allmälig kleiner werdend. In dem Wandbelege erscheinen sehr zahlreiche, an Chlorophyll ärmere, rundliche Stellen, zwischen denen die Chlorophyllkörnchen sich zu plattenförmigen Anhäufungen zusammendrängen, welche auf dem optischen Durchschnitt ein Netzwerk aus dunklen Linien darstellen. Innerhalb jeder auf der Zellhaut senkrechten solchen Platte aus Chlorophyllkörnchen bildet sich eine der Trennungsflächen. Ihre Bildung wird angedeutet durch das Auftreten einer hyalinen Schicht in der Mitte der Platte, von welcher die Körnchen beiderseitig sich zurückziehen. Die Ansicht des Wandbelegs von der Fläche stellt jetzt ein Maschenwerk aus hyalinen, blassgelben Streifen dar, dessen polygonale, 5—7seitige Interstitien von durch dicht gedrängte Chlorophyllkörnchen sehr dunkelgrün gefärbtem Protoplasma ausgefüllt sind. Diese polygonalen Massen runden sich dann zu linsenförmigen Primordialzellen ab, welche einander nicht mehr berühren. Da das Volumen der Mutterzelle während dieser Abrundung nachweislich gleichbleibt, so kann sie nur durch Volumenverminderung der in Bildung begriffenen Primordialzellen erfolgen. — Der Vorgang ist der nämliche bei den innerhalb der Mutterzelle in zitternder Bewegung kurze Zeit schwärmenden, und dann zu einem neuen schlauchförmigen Netze zusammentretenden, wie bei den aus ihr ausschlüpfenden, frei im Wasser sich bewegenden kleineren Schwärmsporen [1]). So auch bei Ascidium [2]), bei Bryopsis, Cladophora, Chaetomorpha und Ulothrix zonata und rorida [3]), bei Saprolegnia monoica und dioica. Hier gestattet die Mächtigkeit und Durchscheinendheit des protoplasmatischen Wandbelegs durch Einstellung des Mikroskops auf den optischen Längsschnitt der Zelle sich davon zu überzeugen, dass jede der sich sondernden Parthieen des Wandbelegs zunächst als eine halbkugelig in den Intracellularraum vorspringende Anhäufung von Protoplasma sich ausbildet, welche mit den nächstbenachbarten ähnlichen Anhäufungen durch dünnere, streifenförmige Stellen des Wandbelegs in Verbindung stehen. Diese Streifen verlieren mehr und mehr an Dicke. Ihre Substanz wird in die der halbkugeligen Anhäufungen eingezogen, und diese runden sich darauf zu sphäroïdischen Primordialzellen ab [4]). Ebenso bei der Schwärmsporenbildung von Saprolegnia lactea, aus dem Wandbeleg der durch Bildung einer Querscheidewand innerhalb der Strictur (S. 84) zu Zellen sich umgestaltenden Endglieder der einzelligen Sprossen [5]). Hierher gehört ferner die Bildung der linsenförmigen Sporen des Botrydium argillaceum (an denen bis jetzt noch keine Schwärmbewegung beobachtet wurde) u. v. a. Es kommen auch Fälle vor, in denen die Volumenverminderung der zu einer hohlkörperförmigen Schicht geordneten Sporen so gering ist, dass sie polygonale Form behalten, dicht an einander gedrängt bleibend; ihre Contraction kann hier nur aus dem Vorhandensein geringer Abrundungen der ganzen Gruppe an den scharfen Innenkanten der Mutterzelle erschlossen werden. So bei den durch successive Theilungen des Wandbelegs sich bildenden, mit sehr geringem Locomotionsvermögen begabten Makrosporen von Pediastrum, welche in der, später sich durch Aufquellen erweiternden Mutterzelle zu einem in derselben Ebene liegenden Netze zusammentreten [6]). In dem nahe verwandten Coelastrum sphaericum dagegen erlangen die einzelnen Sporen, gleich denen von Hydrodictyon, die Linsengestalt durch stärkere Volumenverminderung noch innerhalb der an Grösse nicht zunehmenden Mutterzelle, und vereinigen sich in ihr zu einem Netze von Form eines Kugelmantels [7]). — Mit einer eigenthümlichen Modification kommt die Bildung zunächst polygonal bleibender, dichtgedrängter zahlreicher Primordialzellen aus dem gesammten protoplasmatischen Wandbeleg der Mutterzelle bei der den Saprolegnieen angehörigen, und gleich ihren Familiengenossen auf in Wasser verwesender organisirter Substanz lebenden Gattung Pythium vor. Der Inhalt der Mutterzelle, welche auch hier das Endglied eines Fadens ist, schlüpft aus einer an deren Spitze mittelst Durchbohrung einer hier entstandenen papillösen Auftreibung der Membran sich bildenden Oeffnung, nur von einer hyalinen, gallertartigen, sehr dehnbaren und nicht elastischen

1) A. Braun, Verjüngung, p. 280. 2) A. Braun a. a. O. p. 136

3) Thuret a. a. O. Tf. 16, 17, 18.

4) A. Braun a. a. O. p. 287; Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 402.

5) Pringsheim in dessen Jahrb. 2, p. 232. 6) A. Braun, Verjüngung, p. 353.

7) Pringsheim in Flora 1852, Tf. 6. f. 2.

Digitized by Google

Hautschicht umhüllt, und rundet sich vor der Oeffnung zu einer Kugel, deren Umhüllung alsbald etwas erhärtet. Schon vor dem Ausschlüpfen waren in dem protoplasmatischen Inhalte der Mutterzelle regelmässig vertheilte, rundliche helle Flecken sichtbar geworden, Anzeichen bevorstehender Theilung. Während des Hindurchgleitens des Inhalts durch die Oeffnung der Mutterzelle verschwinden diese, werden aber sofort nach dem Austritte wieder sichtbar. Ihrem Wiederauftreten folgt sehr rasch die Theilung des protoplasmatischen Wandbelegs. Schon zwei Minuten nach dem Austreten beginnen langsame Hin- und Herdrehungen der Protoplasmakugeln um ihre Längsachse innerhalb der blasigen Hülle. Rasch wird die Drehung lebhafter. Einkerbungen, die von der Peripherie des Protoplasma zwischen die hellen Stellen eindringen, zeigen den Beginn ihrer Theilung in so viele Schwärmsporen an, als solcher Stellen vorhanden waren. Bald beginnen die mehr und mehr sich abrundenden Schwärmsporen eigene Bewegungen, noch ehe das Volumen der umschliessenden kugeligen Hülle merklich zunahm. Endlich quillt diese Hülle etwas auf; plötzlich verschwindet sie spurlos, indem ihre Substanz im umgebenden Wasser sich vertheilt, und die Schwärmsporen eilen davon[1]). Die Zertheilung des eine gestreckte Vacuole umschliessenden protoplasmatischen Wandbelegs einer cylindrischen Zelle in eine Reihe von getrennten Primordialzellen, deren jede einen Intracellularraum mit wässeriger Flüssigkeit umschliesst, findet sich bei Schwärmsporenbildung besonders anschaulich an Aphanomyces stellatus. Die in einem der cylindrischen Schläuche bevorstehende Schwärmsporenbildung wird dadurch angezeigt, dass der protoplasmatische Wandbeleg sich in Querzonen von ungleicher Höhe und Dichtigkeit sondert. Die dickeren, an körnigen Einlagerungen reicheren Gürtel sind 2—3 mal so hoch als der Durchmesser der Zelle; die sie trennenden Querzonen aus einer weit dünneren Lage hyalinen, wenige Körnchen enthaltenden Protoplasma sind um mehr als die Hälfte kürzer. In den dickeren Gürteln ist das Protoplasma in körnchenreichere und körnchenärmere Längsstreifen von wechselnd grösserer und geringerer Mächtigkeit geordnet. Diese Streifen fliessen weiterhin zu einer gleichmässigen Masse zusammen, während das Protoplasma von der Innenwand der Zelle sich zurückzuziehen beginnt. Der intracellulare Raum wird dabei zu einer dünnen axilen Röhre verengt. Diese Veränderung geschieht sehr rasch, in 1—2 Sec. Wenige Minuten später ziehen sich die hellen Quergürtel des Wandbelegs nach innen zusammen. Jeder schnürt sich in seiner Mitte langsam mehr und mehr ein, und stellt einen feinen, je zwei dickere Portionen verbindenden Faden dar: endlich reisst dieser, und die Stücke fliessen in die benachbarten dickeren Protoplasmamassen über. Jede solche stellt nun eine cylindrische, an den Endflächen abgerundete Primordialzelle dar, die Anlage einer Schwärmspore. Die Zwischenräume zwischen je zweien derselben enthalten nur wässerige Flüssigkeit[2]). Der Vorgang ist in allen Stücken der, S. 52 geschilderten künstlichen Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae vergleichbar.

Die Zerklüftung des die Mutterzelle gleichmässig ausfüllenden Protoplasma zu einer Anzahl nach allen Richtungen des Raumes hin neben einander liegenden, späterhin als Schwärmsporen ausschlüpfenden Primordialzellen kommt mit Sicherheit bei einer Anzahl parasitischer Pilze vor. Bei den, auf lebenden Wasserpflanzen mittelst die Aussenhaut der Epidermiszellen durchbohrenden wurzelhaarähnlichen Ausstülpungen ihrer Zellhaut schmarozenden Chytridien theilt sich der den ganzen Innenraum der kugeligen Sporenmutterzelle gleichartig erfüllende protoplasmatische Inhalt in eine sehr grosse Zahl zunächst polygonaler, dann durch gelinde Zusammenziehung sich abrundender Primordialzellen, die nach kurzer Frist als Schwärmspore die Zelle verlassen[3]). Cystopus candidus und cubicus bilden die kurzgliedrigen Enden ihrer aus der Nährpflanze hervorbrechenden Fäden durch Anschwellen der Endzelle und je der zweiten Zelle von dieser rückwärts zu Ketten aus abwechselnd weiteren und engeren Zellen um. Die weiteren vereinzeln sich leicht. Sie sind Mutterzellen von Zoosporen. Werden sie

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 288; de Bary ebendas. 2, p. 184.
2) De Bary in Pringsheims Jahrb. 2, p. 170.
3) Cohn in N. A. A. C. L., 24, 1, p. 146; A. Braun, Abhandl. Berliner Akad., 1855, p. 26.

Digitized by Google

allseitig von Wasser benetzt (bringt man sie zwischen Objectträger und Deckglas in eine Wasserschicht), so schwellen sie rasch auf, ändern ihre Form zu der eines gestreckten Ellipsoïds, das am einen Pole eine papillöse Ausstülpung der Zellhaut trägt, während in dem bis dahin homogenen truben Protoplasma des Inhalts eine Anzahl kugeliger Vacuolen von verschiedener Zahl und Grösse auftritt. Nach einiger Zeit erscheint das Protoplasma von dunkleren Körnchen durchsäet; die grösseren Vacuolen verschwinden, und nun wird der Inhalt plötzlich durch gleichzeitig entstehende, sehr zarte Linien in polyedrische Portionen getheilt, deren jede in ihrer Mitte eine blasse Vacuole zeigt. Diese Theilungsprodukte sind die künftigen Schwärmsporen. Ihre Zahl beträgt bei C. candidus 5—8, bei C. cubicus 8—12. Der ganze Process wird in 1½ bis 3 Stunden vollzogen[1]). Die Schwärmsporen runden ihre Ecken und Kanten noch innerhalb der an Volumen nicht zunehmenden Mutterzelle etwas ab. — In ähnlicher Weise geschieht die Schwärmsporenbildung aus dem Inhalte der zur Citronenform anschwellenden und leicht sich ablösenden Endglieder der Zweige (der Akrosporen, die in feuchter Luft auch der Keimung mit einem gewöhnlichen Pilzfaden fähig sind) von Peronospora infestans, wenn diese unter Wasser keimen[2]). — Synchytrium Taraxaci, ein die Epidermiszellen lebender Pflanzen des Taraxacum officinale bewohnender Schmarozerpilz enthält in den zu Schwärmsporenbildung sich anschickenden Sporenmutterzellen (jede Zelle des entwickelten Parasiten functionirt als solche Mutterzelle) ein den Zellraum vollständig ausfüllendes, rothgelb gefärbtes, durch sehr zahlreiche gleichmässig vertheilte feine Körnchen undurchsichtiges Protoplasma. Im Laufe der Entwickelung sondert sich die gefärbte feinkörnige Substanz in zahlreiche kleine, unregelmassig rundliche oder eckige Portionen, welche durch schmale anastomosirende Streifen farblosen körnerfreien Protoplasmas von einander getrennt sind. In jeder Portion rücken die Körner mehr und mehr aneinander, nehmen an Grösse zu, an Zahl ab, verschmelzen endlich zu genau kugeligen, scharf umgränzten Körpern. Sie allein sind die Träger des Pigments; das übrige Protoplasma, durch dessen Substanz sie nach allen Richtungen in annähernd gleichen Entfernungen verstreut sind, ist farblos. Das Protoplasma theilt sich mit planen, zwischen den lebhaft rothen Kugeln verlaufenden Zerklüftungsflächen in ungefähr so viele Primordialzellen, als jener Kugeln vorhanden sind: selten schliesst eine Primordialzelle zwei derselben ein. Diese zunächst polygonalen jungen Schwärmsporen runden sich noch in der unverändert bleibenden Mutterzelle zu Kugeln ab, bevor sie ausschwärmen. Auch diese Entwickelung wird sehr rasch zurückgelegt; in etwa 2 Stunden[3]).

Der Mangel an Elasticität der äusseren Umgränzung der Schwärmsporen geht daraus hervor, dass jede neugeborene Schwärmspore bei Behandlung mit Reagentien, die das Protoplasma zur Zusammenziehung bringen, eine das ursprüngliche Volumen beibehaltende äussere Membran uberall nicht erkennen lässt, vielmehr in ihrer ganzen Masse einschrumpfend auf einen kleineren Raum sich zusammenzieht[4]).

Die Zeitfrist, nach deren Verlauf die nackten Schwärmsporen von einer festen elastischen Membran umkleidet werden, ist für die verschiedenen Formen von sehr ungleicher Dauer. Allen Gliedern der Algenfamilie der Volvocinen ist es gemeinsam, dass starre, die Schwärmzellen umhüllende Membranen noch während der Beweglichkeit derselben auftreten, Membranen, welche den beweglichen Wimpern der Sporen den Durchtritt durch enge Löcher verstatten. Unmittelbar nach dem Beginn der Bewegungen entbehren aber alle Volvocinen der festen Membranen; die Schwärmzellen von Clamidococcus etwa 12 Stunden lang nach dem Ausschlupfen; die Zellen der schwärmenden Familien von Volvox und Stephanosphaera bis zum Auseinanderrücken der grün gefärbten Primordialzellen, eine Periode, die bei Stephanosphaera beilaufig 6 Stunden, bei Volvox etwa 24 Stunden dauern mag. Einige Fadenalgen zeigen starre, mit Löchern für den Durchgang der bewegenden Wimpern versehene Zellhäute schon in der letzten Zeit ihres Schwärmens; so Ectocarpus siliculosus[5]); ferner Chaetophora elegans, Dra-

1) De Bary, Berichte naturf. Ges. Freiburg, 1860, p. 6.
2) De Bary ebendas. 12; derselbe, Kartoffelkrankheit, Lpzg. 1861, f. 4, 5.
3) De Bary und Woronin, Berichte naturf. Ges. Freiburg, 3, p. 6).
4) A. Braun, Verjüngung, p. 167. 5) Mettenius, Beitr., 1, Heidelberg, 1850, p. 34.

Digitized by Google

parnaldia und Saprolegnia[1]). Bei der Mehrzahl der Schwärmsporen tritt indess die Zellhautbildung erst nach Beendigung der Bewegungen ein: so bei Oedogonium, Vaucheria. — Das Extrem langer Dauer des Zustandes der Nacktheit des Protoplasma zeigen die Myxomyceten. Der protoplasmatische Inhalt jeder der hartschaligen Sporen derselben gestaltet sich, aus der berstenden Sporenhaut schlüpfend, zu einer schwärmenden Primordialzelle, die später in einen amoebenähnlichen Zustand übergeht (S. 30), und auf dieser Entwickelungsstufe mit anderen solchen Myxamoeben zu einer hüllenlosen, mit selbstständiger Beweglichkeit begabten Protoplasmamasse, einem Plasmodium, verschmilzt (S. 17). In dem hüllenlosen, breiartig weichen Zustande bleibt das Protoplasma — abgesehen von den Fällen seines gelegentlichen Ueberganges in zellige Ruhezustände — bis nach dem Zeitpunkte, in welchem es sich zu den eigenthümlich gestalteten Sporenblasen oder Fruchtkörpern geordnet hat. Dann erst erhält jede Sporenblase ihre feste Hüllmembran, während ihre innere Masse zu Sporen und zu den Röhren des zwischen den Sporen verlaufenden Haargeflechts (Capillitium) sich umbildet. »In dem feinkörnigen Protoplasma treten nach oder schon während der Beendigung des Formungsprocesses Zellkerne auf, in Gestalt zarter, kugeliger, wasserheller Bläschen mit scharfem Umriss, in deren Mitte ein trüber, gleichfalls scharfcontourirter Nucleolus suspendirt ist. Die Zahl der Kerne mehrt sich sehr rasch. Bald sammelt sich um jeden derselben eine Portion des feinkörnigen Protoplasma zu einer gesonderten, aber in Wasser betrachtet noch unregelmässig umschriebenen, leicht zerfallenden Masse, die nun schnell ziemlich regelmässige Kugelgestalt, scharf und zart umschriebene Oberfläche, und an letzterer endlich eine farblose, zarte, von dem Inhalt deutlich geschiedene Membran erhält[2].« Die Bildung des Capillitium erfolgt gleichzeitig, ist aber noch nicht vollständig aufgeklärt.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie bei der Entwickelung der Schwärmsporen, treten ein bei der Bildung der zur geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Zellen der Algen und Pilze: ihrer Spermatozoïden und Keimbläschen (Befruchtungskugeln, Oosphären). Wo bei diesen niederen Gewächsen mit spontaner Beweglichkeit begabte primordiale Zellen, Spermatozoïden, die Träger der befruchtenden Kraft sind, da stimmen diese in Bau und Entwickelung wesentlich mit solchen Schwärmsporen überein, welche ungeschlechtliche Fortpflanzung vermitteln. So unterscheiden sich die Spermatozoïden der Oedogonien nur durch geringere Grösse und geringere Zahl der beweglichen Wimpern von den geschlechtslosen Schwärmsporen derselben Algen[3]; — die der Arten von Fucus ähneln in Entwickelung und Bau völlig den Schwärmsporen der Phaeosporeen[4]). Die von Sphaeroplea unterscheiden sich kaum anders, als durch die braungelbe Farbe von den geschlechtslosen grünen Schwärmsporen der Cladophoreen[5]). Die von Volvox nur unterscheiden sich auffällig von vegetativen Schwärmsporen durch die Beweglichkeit des wimpertragenden Vorderendes des Körpers (S. 34). Und wo der Bau der Spermatozoïden der Kleinheit derselben wegen noch nicht vollständig erkannt werden konnte, wie bei Vaucheria und Saprolegnia, da stimmen doch ihre Entwickelung durch Zerklüftung des protoplasmatischen Wandbelegs der Mutterzelle, und ihre Bewegungserscheinungen mit denen von Schwärmsporen völlig überein. — Nicht minder schlagend ist damit in dem Bildungsgange der bewegungslosen Keimbläschen in Uebereinstimmung. Sie sind allerwärts bei Algen und Pilzen bis zum Momente des Befruchtetwerdens hüllenlose, der festen Zellhaut entbehrende primordiale Zellen, die mindestens in einem Theile ihrer Oberfläche unmittelbar von der ihre Bildungsstätte umspülenden Flüssigkeit berührt werden. So bei Vaucheria sessitis und terrestris in dem Theile, welcher unmittelbar unter der Oeffnung der schnabelförmigen Papille der Haut ihrer Mutterzelle liegt. Das Oogonium (die Sporenfrucht) entsteht als Ast des einzelligen röhrigen Fadens, indem die Zellhaut desselben seitlich in Form einer Papille aufge-

1) De Bary in Bot. Zeit., 1852, p. 495.

2) De Bary in v. Siebold und Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 137.

3) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 36, 38.

4) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 3, p. 5; 16, p. 6 — Fucus —; 14, p. 238 — Phaeosporeen. 5) Cohn in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 5, p. 187.

Digitized by Google

trieben wird. »Die Papille schwillt nach und nach zu einem grösseren seitlichen Auswuchs des Fadens an, . . . dieser unfangs nach allen Seiten symmetrische Auswuchs treibt zuletzt eine (der benachbarten Antheridie zugewendete) schnabelartige Verlängerung. . . Auf dieser Entwickelungsstufe erscheint plötzlich an der Basis der Sporenfrucht eine Scheidewand, und von nun an ist diese Sporenfrucht eine selbstständige, von dem sie tragenden röhrigen Faden völlig getrennte Zelle. Noch zuvor . . . bemerkt man in ihrer schnabelartigen Verlängerung die langsame Ansammlung einer farblosen, sehr feinkörnigen Masse[1]). Diese Ansammlung dehnt sich nach Bildung der Scheidewand auch über die Seitenflächen des Inneren der Sporenfrucht eine Strecke weit aus; »durch sie wird nach und nach die übrige Inhalt der Sporenfrucht, Oeltropfen, Chlorophyll und das (grobkörnige Proto-) Plasma immer mehr nach der Rückseite und der Basis der Sporenfrucht gedrängt. . . Endlich wird die Membran der Sporenfrucht gerade am Schnabelfortsatze durchrissen, und die Hautschicht (peripherische farblose Schicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes) fliesst zum Theil aus dem geöffneten Fortsatze hervor.« Der ausgetretene Theil reisst ab, gestaltet sich zu einem kugeligen Tropfen, der sich nicht weiter entwickelt. Der im Innern der Sporenfrucht zurückgebliebene Theil der Hautschicht des Protoplasma rundet sich gleichfalls ab, bleibt aber zunächst »noch ohne jede feste membranartige Umgränzung, die erst nach einiger Zeit, plötzlich, auftritt (muthmaasslich erst nach dem Eindringen eines Spermatozoids in den protoplasmatischen Inhalt der Sporenfrucht)[2]). Mit der Ausstossung eines Theiles der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium aus dem sich öffnenden Schnabelfortsatz gleichzeitig erfolgt (bei Vaucheria terrestris Kütz.) eine geringe Contraction des zurückbleibenden Inhalts, die sich in der Abrundung desselben an der scharfen Innenkante der Basis zu erkennen giebt. Der Inhalt hat sich zu einer selbstständigen Primordialzelle umgewandelt. Diese Zusammenziehung ist ungleich deutlicher bei Vaucheria rostellata Kütz., deren Keimbläschen frei im Raume des Oogonium schweben, und nach der Befruchtung zu einer kugeligen, allseitig von gleich dicker Haut frei in der Sporenfrucht liegenden Spore verwandeln (Fig. 18).



Fig. 18.

Bei einem Theile der Arten der Gattung Oedogonium ist die Volumenverminderung des protoplasmatischen Inhalts der Oogonien bei der Umgestaltung zum Keimbläschen nur gering, so dass sie nur in den scharfen Innenkanten zwischen Seiten- und Endflächen des Oogonium ein Abstand des abgerundeten Keimbläschens von der Innenwand seiner Mutterzelle sichtbar ist; — bei anderen Arten ist sie sehr beträchtlich, so dass das Keimbläschen frei im Mitten des Oogonium schwebt. Bei beiden Artenreihen tritt die Oberfläche der primordialen Zelle mit dem die Pflanze umgebenden Wasser in directe Berührung. Es bildet sich in der Seitenwand der Zellhaut des Oogonium, dicht oder nahe unter dessen Scheitelfläche, eine Oeffnung. Die Keimbläschen, welche die Mutterzelle fast ausfüllen, strecken aus diesem Loche eine kurze warzenformige Ausstülpung aus farblosem Protoplasma hervor. Aehnlich bei den Keimbläschen der Bulbochaeten. Die Arten mit freischwebenden Keimbläschen sprengen mit einem ringsum-

Fig. 18. Vaucheria rostellata Kütz. (aus Wiesengräben bei Leipzig, April 1846). *a*. Oogonium unmittelbar vor der Scheidewandbildung; die Hautschicht des Protoplasma ist im ganzen Umfange der chlorophyllreichen inneren Masse sehr dick. *b*. nach Oeffnung des schnabelformigen Fortsatzes; der protoplasmatische Inhalt des Oogonium ist zum Keimbläschen contrahirt.

1) a. a. O. 2) Pringsheim üb. Befrucht. der Algen, Abdruck aus Monatsh. Berl. Akad. 1855, p. 5 ff.

laufenden Risse die Seitenwand des Oogonium dicht unter der Endfläche. Aus der einseitig klaffenden Oeffnung tritt ein inzwischen gebildetes kappenförmiges Membranstück hervor, welches nach unten in die Innenfläche der Oogonienwand übergeht. Dies hervortretende Membranstück (Befruchtungsschlauch Pringsh.) hat an der seitlich aus dem Spalt heraus gewendeten Scheitelstelle ein Loch. Erst nach der Entstehung der Oeffnung in der Oogoniumwand contrahirt sich der protoplasmatische Inhalt der Zelle zum Keimbläschen[1].

Den einfacher gebauten Formen der Oogonien von Vaucherien und Oedogonien ähnlich verhalten sich die der Coleochaeten: der protoplasmatische Inhalt der, an deren Ende einen lang vorgezogenen apicalen Papille sich öffnenden Oogonienzelle contrahirt sich nur sehr mässig zu einer Primordialzelle, welche nach der Befruchtung eine feste Zellhaut erhält[2]. Der Vaucheria rostellata gleichartig beschaffen sind die Oogonien derjenigen pilzartigen Gewächse, welche nur ein Keimbläschen in jedem Oogonium entwickeln: dieses Keimbläschen schwebt als membranlose Primordialzelle frei in dem Raume der Zelle, aus deren protoplasmatischem Inhalt es sich zusammenballte. Die Oogonien des auf todten, in Wasser oder in feuchter Luft liegenden Organismen wachsenden Pilzes Pythium bilden sich durch Anschwellung der Spitzen oder unterhalb der Spitzen kürzerer Seitenzweige der aus einer einzigen, scheidewandlosen, verästelten Zelle bestehenden Pflanze, welche Anschwellungen durch eine Scheidewand von ihrem Träger sich abschliessen. Der protoplasmatische Inhalt dieser Zellen zieht sich in deren Mittelpunkte zu einem einzigen, kugeligen Keimbläschen zusammen[3]. Ebenso bei Saprolegnia asterospora[4]). Die auf und in lebenden Pflanzen schmarozenden Pilze Cystopus candidus und Portulacae, sowie Peronospora Umbelliferarum, Alsinearum u. v. A. bringen im Innern der Gewebe ihrer Nährpflanzen durch kugeliges Anschwellen von End- oder Mittelstücken ihrer röhrigen Fäden Oogonien hervor, welche durch das Auftreten von Scheidewänden von den vegetativen Fäden getrennt werden, worauf das grobkörnige Protoplasma der Oogonien in deren Centrum zu einem unregelmässig rundlichen membranlosen Körper, einem Keimbläschen, sich ballt, das von einer dicken Schicht farblosen, fast homogenen Protoplasmas umgeben ist. Nachdem das, von aussen an das Oogonium sich anlegende Antheridium eine die Wand des Oogonium durchbohrende, in den Innenraum desselben dringende cylindrische seitliche Ausstülpung bis an die Aussenfläche des Keimbläschens getrieben hat, rundet dieses sich zu einem regelmässigen Sphäroïd ab und bekleidet sich mit einer festen Membran[5].

Die Keimbläschen der Volvocineen, deren geschlechtliche Organe bekannt sind (Volvox, Stephanosphaera) lassen auf keiner Stufe der Entwickelung eine Verminderung des Volumens ihrer protoplasmatischen Masse nachweisen; da sie nicht allseitig von festen Zellhäuten umgebensind. Sie berühren, nach dem Centrum der schwärmenden Familie hin, die dünnflüssige, structurlose Gallerte, eine von Wasser kaum verschiedene Flüssigkeit, zu welcher die inneren Zellmembranen jeder Familie zeitig aufquellen. Um so deutlicher ist bei ihnen die Abwesenheit jeder elastischen Membran. Von den vegetativen Zellen unterscheiden sie sich nur durch grössern Umfang und grössere Dichtigkeit ihrer Masse. »Die von Volvox globator zeichnen sich zuerst durch keinen speciellen Charakter aus; aber bald erlangen sie einen grösseren Umfang als die übrigen Zellen; ihre grüne Materie nimmt an Masse und an Concentration zu. Dann verlängern sie sich gegen den Mittelpunkt der Familie hin, weil ihre Grössezunahme seitwärts durch den Widerstand der benachbarten Zellen gehindert wird. Auf dem Querdurchschnitt der Familie erscheinen die weiblichen Zellen in nahezu flaschenförmiger Gestalt; mit der Mündung des Halses an die hohlkugelförmige Hülle der Familie angeheftet, mit dem Körper frei in deren Mittelraum ragend.« Nach dem Hinzutritt von Spermatozoiden runden sich die Keimbläschen zu Kugeln und bekleiden sich mit einer elastischen Membran, die späterhin zahlreiche, spitz kegelförmige

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 47; und in Monatsb. Berl. Akad. 1856, Mai; de Bary, Bericht Gesellsch. f. Naturwiss. Freiburg 1856, Mai, und in Bot. Zeit. 1858, Beilage, 83. — Die Art der Bildung des Befruchtungsschlauches wird in § 18 erörtert werden.

2) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 2, p. 15. 3) Pringsheim in dessen Jahrb., 2, p. 299.

4) De Bary in derselben Zeitschr., 2, p. 189.

5) De Bary in Ann. sc. nat. 4. Sér. Bot., 20, p. 17, 35.

Protuberanzen erhält[1]). Bei Stephanosphaera pluvialis bilden sich die acht primordialen Zellen, welche in der kugeligen Hüllhaut je einer Familie eingeschlossen sind, gleichzeitig jede zu einem Keimbläschen dadurch um, dass sie die beweglichen Wimpern einbüssen, sich runden, und an Grösse wie an Intensität der grünen Färbung beträchtlich zunehmen. Darauf zerfliesst die Hüllhaut der Familie zu formloser, zitternder Gallerte, in welche hinein die gleichzeitig (durch Zerklüftung sämmtlicher primordialer Zellen anderer Familien) massenhaft auftretenden Mikrosporen[2]) einzudringen vermögen. Die innerhalb der Gallertmasse liegenden, sichtlich membranlosen Keimbläschen haben zum Theil sphäroidische, zum Theil recht unregelmassige, zwiebackahnliche Gestalten: ein Verhältniss, das offenbar daher rührt, dass verschiedene Stellen der Gallerte dem Ausdehnungsstreben der Keimbläschen ungleichen Widerstand entgegensetzen. Solche Keimbläschen, die drei Stunden lang in einem Wassertropfen gelegen hatten, der sehr zahlreiche Mikrosporen enthielt, waren zu Kugeln gerundet und mit zartern Membranen bekleidet (Beobachtung vom October 1863; ob die Mikrosporen Spermatozoïden sind, bleibe dahin gestellt). Noch anschaulicher treten die Abwesenheit fester Membranen und die Verminderung des Volumens zu neuen Primordialzellen sich gestaltenden Protoplasmas bei der Entwickelung der Keimbläschen derjenigen, wenig zahlreichen Algen und Pilze hervor, welche diese Keimbläschen zu mehreren in einer Mutterzelle aus der Zerklüftung des gesammten protoplasmatischen Inhalts derselben in mehrere Portionen bilden. Die Oosporangien von Fucus vesiculosus und serratus entstehen als Sprossungen von Zellen der Wandungen der hohlkugeligen, der Substanz der Enden eigenthümlich gestalteter Aeste eingesenkten Behälter. Diese Zellen treiben kurz cylindrische, am Vorderende zugerundete Ausstülpungen ihrer Wandungen, welche durch Auftreten einer Querwand zweizellig werden. Die Endzelle schwillt an; ihr protoplasmatischer Inhalt nimmt an Masse und Dichtigkeit zu; und bald zerklüftet dieser sich gleichzeitig in acht, einander berührende polyëdrische Primordialzellen, die sofort mit in Wasser sehr aufquellungsfähigen Membranen sich umkleiden. Bald darauf wird die äussere Schicht der Wand des Sporangium durch Aufquellen der inneren Schicht desselben am Scheitel gesprengt. Sofort trennt sich die innere Schicht der Sporangienmembran von der äusseren, und gleitet, langsam weiter aufquellend, sammt den von ihr umschlossenen acht Keimbläschen, aus dem Risse dieser hervor. Die quellende Membranschicht und die ihren Hohlraum durchsetzenden, gleichfalls aufquellenden Scheidewände dehnen sich in Richtung der Tangenten der eingeschlossenen Keimbläschen weit stärker aus, als diese; so dass dieselben in den sich vergrossernden Fächern frei zu liegen kommen und sich abrunden. Nun vertheilt sich die aufgequollene Membranschicht an ihrer Scheitelregion im umgebenden Meerwasser zu formloser Gallerte, mit Ausnahme ihrer innersten Lamelle, die mehr und mehr anschwellend aus der Oeffnung hervortritt, während die Keimbläschen in ihrer sich erweiternden Höhlung völlig Kugelform annehmen. Endlich zerfliesst auch diese letzte Lamelle der Membran, und die Keimbläschen werden frei. Ihr Volumen ist sichtlich kleiner als zu der Zeit, da sie die Fächer (Tochterzellen) des Sporangium ausfüllten. Sie sind völlig nackte, hüllenlose Protoplasmakugeln. Man kann ihre Form durch gelinden Druck verzerren; sie kehren nach Aufhören des Druckes zur Kugelgestalt zurück. Man kann sie durch dasselbe Verfahren in mehrere Fragmente zerlegen; jedes derselben gestaltet sich zur Kugel. Die Spermatozoïden kleben an der Aussenfläche des nur aus Protoplasma bestehenden Keimbläschens in Menge fest, und setzen durch ihre Bewegungen das grosse Keimbläschen in Rotation[3]). Bei Behandlung mit einer Lösung von Zinkchlorür oder mit verdünnter Schwefelsäure sieht man die Keimbläschen einschrumpfen; zugleich beginnen aus ihrer Oberfläche Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit auszutreten, welche an Zahl und Grösse rasch zunehmen. Schon 6 Minuten nach Verstattung des Zutritts von Spermatozoïden zu den Keimbläschen sieht man viele derselben von einer zwar unmessbar dünnen, aber dem Austritt jener Tröpfchen Widerstand leistenden, elastischen

1) Cohn in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 5, p. 328.
2) Cohn in Siebold und Kölliker, Ztschr. f. wiss. Zool. 4, p. 476.
3) Thuret in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 2, p. 202.

Membran umgeben. Mit dem Erscheinen der Membran gleichzeitig endet auch die den Keimbläschen durch die Spermatozoïden mitgetheilte Rotation[1]). Bei Saprolegnia monoïca und dioïca, sowie bei Achlya prolifera entstehen aus dem protoplasmatischen Wandbelege des kugeligen Oogonium mehrere Keimbläschen. Nachdem das Oogonium seine volle Grösse erreicht hat, werden auf der Wand desselben kleine kreisrunde Stellen sichtbar, von welchen der körnchenreiche innere protoplasmatische Wandbeleg sich zurückgezogen hat. Viele dieser Stellen verschwimmen mit einander, indem der sie trennende Wandbeleg verschwindet und sie zusammenrücken, rundlichen Umriss annehmend. Hierdurch entstehen eine Anzahl gleich grosser ovaler oder runder Stellen in ziemlich gleichmässiger Vertheilung über die Innenfläche der Wand. (Diese Stellen werden später zu Löchern). Gleichzeitig mit deren Auftreten zieht sich der protoplasmatische Wandbeleg zwischen je einer Gruppe von helleren Stellen zu dickeren Anhäufungen zusammen. Diese dickeren Parthieen sind durch breite aber dünne Protoplasmabänder verbunden. Nach und nach werden diese schmäler und noch dünner; bald erscheint jede einzelne Masse mit den übrigen nur noch durch dünne Schleimfaden verbunden, bis endlich auch diese reissen und die gesonderten Protoplasmamassen der Wand des Oogonium anliegend, zu Sphäroïden, den Keimbläschen, sich abrunden[2]). — Die cylindrischen vegetativen Zellen der Sphaeroplea annulina enthalten innerhalb eines Wandbelegs aus Protoplasma eine Längsreihe grosser Vacuolen, welche nur durch dünne, scheidewandähnliche Platten aus Protoplasma von einander getrennt sind. Ein Theil des Protoplasma ist, von Chlorophyllfarbstoff durchdrungen, grün gefärbt: dieses farbige Protoplasma ist den transversalen Platten farblosen Protoplasmas eingelagert, und ausserdem gürtelförmig in den Strecken des Wandbelegs verbreitet, an welchen eine der scheidewandähnlichen Platten ihren Ursprung nimmt. Dem grünen Protoplasma sind Amylumkörner eingebettet. Bei Herannahen der Bildung der Keimbläschen wird diese zierliche Anordnung des Inhalts gestört. Die Zahl der Vacuolen mehrt sich, während deren Grösse abnimmt, so dass der Zelleninhalt ein schaumiges Ansehen erhält. Die Amylumkörner sind ohne wahrnehmbare Ordnung darin vertheilt. Wenig später aber ordnen diese sich zu Gruppen von zweien und mehreren. Um jede solche Gruppe erscheint ein Klumpen des grünen, dichteren Protoplasma angesammelt. Nach einiger Zeit liegt in der Achse der Zelle, innerhalb des durch kleine Vacuolen schwammigen, minder dichten Protoplasma eine Reihe solcher Klumpen in gleichen Abständen. Die Zahl der Vacuolen im umgebenden schaumigen Protoplasma nimmt nunmehr ab, indem die Vacuolen sich vereinigen; die sie trennenden Protoplasmaschichten zu Strängen zusammen schwinden. Dabei fliesst dieses Protoplasma allmälig in die in der Achse der Zellen liegenden Ballen über. Diese erhalten dadurch ein sternartiges Aussehn; dabei wird zwischen je zweien ein, straff durch die Zellhöhle gespanntes, dünnes Diaphragma aus zähem Protoplasma sichtbar. Diese Diaphragmen sind, wie die nächste Entwickelungsstufe zeigt, die Profilansichten der einander berührenden Hautschichten einer Reihe von Primordialzellen, deren jede den Durchmesser der Mutterzelle völlig ausfüllt. Das zwischen zwei Diaphragmen eingeschlossene grüne Protoplasma zieht seine strahligen Fortsätze ein, und nähert sich einem der Diaphragmen, in der nämlichen Zelle bald dem rechts, bald dem links angränzenden. Kurz darauf spaltet sich jedes Diaphragma in zwei Lamellen, und das farblose Protoplasma, aus dem es besteht, contrahirt sich rasch, das grüne gefärbte eng umschliessend. So verwandelt sich der zerklüftete protoplasmatische Inhalt der Zelle in eine Anzahl unregelmässig gerundeter, von der ausserhalb derselben befindlichen, schleimigen Inhaltsflüssigkeit scharf abgegränzter Primordialzellen, den jungen Keimbläschen. Diese nehmen weiterhin, durch fortgesetzte Contraction, regelmässige Kugelform an. Auch dann noch entbehren sie der festen Membran; diese erscheint erst nachdem Spermatozoïden, durch inzwischen in der Haut der Mutterzellen entstandene runde Löcher in den Innenraum derselben einschlüpfend, mit den Keimbläschen in Berührung gekommen sind[3]). Auch bei der Copulation,

1) Thuret in Mém. Soc. des sc. nat. d. Cherbourg, 5, 1857, Avril.
2) Pringsheim in N. A. A. C. L. N. C. 23, 1, p. 420.
3) Cohn in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 5, p. 196.

Digitized by Google

derjenigen besondern Form der geschlechtlichen Zeugung einer unter der Bezeichnung der Conjugaten (de Bary) zusammengefassten Gruppe einfach organisirter Gewächse; — deren Wesen dahin besteht, dass der protoplasmatische Inhalt zweier an Grösse und Beschaffenheit gar nicht oder doch nur sehr wenig verschiedener Zellen, zwischen deren Innenräumen eine offene Communication hergestellt wird (§ 28) zur Bildung eines neuen Keimes zusammentritt, zeigt sich Volumenverminderung und Membranlosigkeit der in Neubildung begriffenen Primordialzellen. Und zwar hier in besonders augenfälliger Weise. Die Membranlosigkeit in der Art des Zusammenfliessens der protoplasmatischen Inhaltsmassen der an der Copulation betheiligten Zellen, welches ganz in der Weise erfolgt, wie die Vereinigung zweier Tropfen einer und derselben Flüssigkeit — etwa zweier auf Wasser schwimmender Tropfen fetten Oeles. Die Volumenverminderung in der starken Zusammenziehung auf kleineren sphäroïdischen Raum der in einanderfliessenden Protoplasmamassen, zum Theil schon vor, und in allen Fällen während der Vereinigung.

Bei den meisten Arten von Spirogyra verbinden sich die Zellen copulirender Fäden paarweise durch kurze, gegen einander wachsende, sich berührende und innerhalb der kreisförmigen Berührungsstellen späterhin mit einem Loche sich öffnende seitliche Ausstulpungen der Zellmembran. Der protoplasmatische Inhalt jeder der beiden Zellen löst sich glatt und scharf von der Innenfläche der Zellhaut, auf einen kleineren Raum, zu einer Kugel oder einem Ellipsoid sich zusammenziehend. Darauf entsteht in den Berührungsflächen der Ausstulpungen der Zellhaut die Oeffnung, mittelst welcher die Innenräume beider Zellen in unmittelbare Verbindung treten. Nun wird der Inhalt der abgebenden, männlichen Zelle in den Verbindungskanal der Zellen und nach der Communicationsöffnung hingedrängt. Er gleitet hindurch, eine gestreckte Form annehmend, und vereinigt sich mit dem Inhalt der aufnehmenden (weiblichen) Zelle. Während dieser Verschmelzung findet eine weitere, sehr beträchtliche Verminderung des Volumens der zusammentretenden protoplasmatischen Inhaltsmassen statt. Der Umfang der durch die Vereinigung beider gebildeten Eyspore (Zygospore) übertrifft nicht den Umfang des zum Sphäroïd contrahirten Inhalts der aufnehmenden Zelle[1]). — Diese letztere, beträchtlichste Zusammenziehung des Inhalts der copulirenden Zellen ist allen Conjugaten gemeinsam. Sie ist die einzige, aber sehr bedeutende Contraction desselben bei den meisten übrigen Zygnemaceen[2]); den Desmidieen[3]). Bei Zygnema leiospermum geht ihr in manchen Fällen die Contraction des Inhalts jeder der beiden copulirenden Zellen zu einem Sphäroïd voraus, in anderen nicht[4]). Bei der Mehrzahl der Diatomaceen, deren Copulation einigermaassen vollständig bekannt ist, erfolgt ebenfalls die Zusammenziehung des Inhalts einer jeden der copulirenden Zellen zur sphäroïdischen Form noch vor der Verschmelzung der Inhaltsmassen: so bei Epithemia sorex, Gomphonema curvatum, Achnanthes longipes, Rhabdonema arcuatum[5]); bei Cocconeis pediculus[6]).

Analoge Vorgänge treten bei der Entwickelung der Sporen mehrerer Laubmoose auf; namentlich derer von Phascum cuspidatum. Eine Ringschicht, eine einfache Lage von Form des Mantels eines an beiden Polen gestutzten Sphäroïds, von Zellen des Inneren der jungen Fruchtkapsel wandelt ihren protoplasmatischen Inhalt durch wiederholte Theilung desselben zu den Sporen um. Die einzelnen polyedrischen Zellen jener Schicht, die Urmutterzellen der Sporen, sind vollständig erfüllt von dickflüssigem, trübem Protoplasma, welches einen kugeligen, lichteren Zellkern umschliesst. Sie theilen sich, durch Zerklüftung ihres protoplasmatischen Inhalts in polyedrische Primordialzellen, und durch Auftreten von festen Scheidewänden zwischen diesen in secundäre Mutterzellen der Sporen. Der protoplasmatische Inhalt einer jeden solchen Zelle ballt sich zu zwei (sehr selten zu vier) kugeligen Massen; er vollzieht eine Contrac-

1) De Bary, Unters. üb. d. Conjugaten, Lpzg. 1858, p. 3. 2) De Bary a. a. O. Tf. 2. 3.

3) Ralfs, Desmidieae Tf. 1—3, p. 16, 24, 27, 30; A. Braun, Verjüngung Tf. 1; Hofmeister, Berichte k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857, p. 18; de Bary, Unters. üb. d. Conjug. p. 47.

4) De Bary, Unters. üb. d. Conjug., p. 11.

5) Smith, british Diatomeae II, Tf. A., 9; C., 245; Achnanthes subsessilis, D., 300: E., 305; Lüders in Bot. Zeit., 1862, Tf. 2, f. 6, a. b. 6) Lüders in Bot. Zeit., 1862, Tf. 2, f. 7, 8.

tion auf kleineren Raum, die von Abschnürung in zwei oder vier Theilhälften begleitet ist. Die so entstehenden kugeligen Primordialzellen (die tertiären Mutterzellen der Spore, in deren jeder vier Sporen gebildet werden) umkleiden sich sofort mit festen Zellhäuten, und liegen nun, als genau kugelförmige oder ellipsoïdische Tochterzellen, völlig frei im Innern der Mutterzelle. Da diese Letzteren, wie eine sehr lange Reihe vergleichender Messungen mich überzeugte, während und nach der Entstehung der (tertiären) Sporenmutterzellen an Grösse nicht zunehmen, so kann die Entstehung dieser freiliegenden kugeligen Zellen nur durch starke Zusammenziehung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle stattgefunden haben, nicht durch Erweiterung des Raumes der Zellhöhle, welchem eine Volumenzunahme des Zelleninhalts nicht entsprach. — Auch die Sporen, deren Form die von Tetraëdern mit sehr abgerundeten Ecken und Kanten ist, liegen zu vieren völlig frei in der Mutterzelle, deren Volumen nach der Sporenbildung das frühere nur wenig oder gar nicht übertrifft. Sie entstehen ebenfalls aus der Zerklüftung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle in vier Portionen, die sich zusammenziehen und mit festen Membranen bekleiden. Die erste Andeutung dieser Theilung ist das Auftreten eines quer durch die Zelle verlaufenden lichten Streifens im trüben Zelleninhalte, welcher zu dieser Zeit den Zellraum noch vollständig ausfüllt; — oder zweier unter rechten Winkeln sich schneidender solcher Streifen. Die Contraction des protoplasmatischen Inhalts erfolgt hier offenbar erst während und nach seiner Theilung in Hälften oder Viertheile. — Ganz die gleichen Erscheinungen zeigt die Bildung der Sporenmutterzellen von Encalypta vulgaris und von Physcomitrium pyriforme, während der Bildungsgang der Sporen der letztgenannten Art dadurch von denen des Phascum cuspidatum abweicht, dass die Sporen innerhalb ihrer Mutterzelle nicht völlig frei in wässeriger Flüssigkeit, sondern zäher Gallerte eingebettet liegen[1]. Bei noch vielen anderen Laubmoosen liegen die Sporenmutterzellen, von sphäroidischer Form, frei in den Urmutterzellen: so bei Orthotrichum speciosum, Dicranum scoparium u. v. A.[2], bei Archidium phascoides[3], zweifelsohne in Folge gleicher Entwickelungsweise.

Ein sehr anschauliches Beispiel starker Contraction der zu neuen Primordialzellen sich gestaltenden Theilhälften des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle bietet die Entwickelung der Sporen von Pellia epiphylla. Die Sporenmutterzellen, welche unmittelbar nach Aufhebung des parenchymatischen Verbandes unter einander kugelig werden, entwickeln nach kurzer Frist vier Ausstülpungen der Wand, deren jede in ihrem Mittelpunkte um 120° von den Mittelpunkten der drei übrigen absteht. Die Ausstülpungen sind demnach den Ecken eines innerhalb der Kugel construirten Tetraëders entsprechend geordnet. Diese Ausbauchungen erhalten langgezogene Eyform. In den Kanten, mit welchen die Einmündungen der vier Ausstülpungen in den ursprünglichen Raum der Mutterzelle einander berühren, verdickt sich die Membran der Mutterzelle weit stärker als in ihren übrigen Punkten. Es bilden sich hier sechs nach Innen vorspringende, in Maschen von der Form gleichseitiger sphärischer Dreiecke zu einem Kugelnetze vereinigte, der Innenwand aufgesetzte Leisten. Der Mittelraum, durch welchen die vier Ausbauchungen der Mutterzelle in offener Verbindung stehen, wird dadurch verkleinert. Ziemlich enge stumpf dreieckige Löcher führen von ihm aus in die Aussackungen. Bis hierher erfüllte der von Chlorophyll intensiv grün gefärbte protoplasmatische Inhalt der Zelle gleichmässig Mittelraum und Ausstülpungen. Von jetzt ab aber vertheilen die einzelnen Bestandtheile des Inhalts sich in der Art, dass das grün gefärbte Protoplasma mehr und mehr in die Ausstülpungen wandert, so dass der Mittelraum bald nur noch wasserklare Inhaltsflüssigkeit enthält, das chlorophyllreiche Protoplasma lediglich die vier Ausstülpungen erfüllt. Dabei besteht vorerst noch die offene Verbindung derselben mit dem Mittelraum und unter einander, die dann vollkommen klar hervortritt, wenn beim Liegen der Mutterzelle in Wasser die Membran einer der Ausbauchungen platzt, und ein Theil des Zelleninhalts aus dem Risse hervortritt (ein

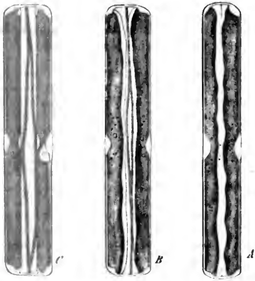
1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 72—75.
2) Lantzius-Beninga, De evolut. sporidior. in caps. muscor., Gött. 1844.
3) Hofmeister in Sitzungsber. Sächs. Ges. d. Wiss. math. phys. Cl. 1854, p. 93.

Digitized by Google

sehr häufiger Fall). Dann fliesst aus den unverletzten Ausstülpungen der Zelle Protoplasma mit Chlorophyllkörperchen gemengt in die zerrissene über. — Sehr bald aber erscheint, ganz plötzlich, das grüne Protoplasma jeder Ausstülpung durch eine nach Innen convexe Wand vom tetraëdrischen Mittelpunkte geschieden. Diese Membran umgiebt den ganzen protoplasmatischen Inhalt der Ausstülpung, der Innenwand desselben angeschmiegt, und ist die Anlage der bleibenden Haut je einer Spore[1]).

Aehnlich ist der Hergang bei der vegetativen Zellvermehrung der Naviculeen. Bei dieser Vermehrung theilt sich jede Zelle, den mit eigenthümlicher Oberflächengestaltung versehenen

Fig. 19.



Endflächen (sog. Hauptseiten) parallel in zwei neue. Schickt eine Zelle der Navicula (Pinnularia) viridis dazu sich an, so tritt an ihr eine den Seitenflächen angesetzte, den Endflächen parallele, wenig nach Innen vorspringende Ringleiste auf, welche allmälig nach Innen wachsend, den protoplasmatischen Inhalt der Zelle mit einer Ringfurche einschnürt. Ist die Leiste bis zu etwa seinem Sechstheile des kürzesten Durchmessers der Zelle nach Innen gewachsen, so steht ihre weitere Entwickelung still. Der protoplasmatische Inhalt der Zelle aber zerklüftet sich, indem die der Leiste entsprechende Einschnurung tiefer eindringt und bis zur Abschnürung vorschreitet, in zwei Hälften, deren jede von der Leiste sich zurückzieht und, einer Endfläche dicht angeschmiegt, nach dem Mittelraume der Zelle zu sich scharf abgränzt. Dieser Mittelraum der Zelle enthält nur wässerige Flüssigkeit. Jede der Theilhälften des Inhalts umkleidet sich an ihrer convexen Innenfläche mit einer neuen, rasch in die Dicke wachsenden Membran, welche bald die rippenartigen Vorsprünge der Aussenfläche erhält, die für die End-

Fig. 19. Seitenansicht dreier Zellen der Pinnularia viridis während der vegetativen Vermehrung. *A.* nach Trennung des Endochroms und erster Anlegung des der Innenwand aufgesetzten Ringes. *B.* nach vollendeter Ausbildung dieses Ringes und Contraction des protoplasmatischen Inhalts zu zwei den Endflächen angeschmiegten Primordialzellen. *C.* nach dem Beginn der Umkleidung dieser Primordialzellen mit der Mittelebene der Zelle zugewendeten Membranen.

1) Hofmeister vergl. Unters. p. 20.

flächen der Zellen dieser Art kennzeichnend sind. So haben sich innerhalb der Mutterzelle zwei neue Individuen gebildet, welche durch Zerstörung des sie zusammenhaltenden Mittelstücks der Nebenseiten frei werden[1]). In allen wesentlichen Stücken gleich verlauft die Theilung von Surirella splendens. — In den Pollenmutterzellen von Phajus Wallichii Lindl. zieht sich unmittelbar vor der Tetradenbildung der Zelleninhalt auf etwas kleineren Raum zusammen. Der Raum zwischen der Aussenfläche dieser Primordialzelle und der Innenwand der Mutterzelle ist mit einer durchsichtigen, glashellen, bei Zusatz von Iod körnig werdenden halbflüssigen Substanz erfüllt, an deren Stelle, in wenig weiter entwickelten Antheren, die doppelte Pollenhaut sich findet (S. 109).

§ 15.

Fächerung des Zellraums mit später und plötzlicher Ausbildung der Scheidewände.

Die Zusammenziehung auf beträchtlich kleineren Raum des zu neuen Primordialzellen sich umgestaltenden gesammten protoplasmatischen Inhalts von Pflanzenzellen ist beschränkt auf die der Fortpflanzung dienenden im Vorstehenden aufgeführten Fälle. In der Mehrzahl der Neubildungsvorgänge von Zellen der Pflanzen findet eine Contraction des zu neuen Primordialzellen sich umbildenden Zelleninhalts nur insoweit statt, als nöthig ist, um den Raum für die bei der Vermehrung der Zellenzahl neu auftretenden elastischen Zellhäute zu schaffen. So namentlich bei aller während des vegetativen Wachsthums der Pflanzen eintretenden Zellvermehrung; aber auch in vielen Fällen reproductiver Zellvermehrung: bei der Bildung der Sporen der meisten höheren Kryptogamen, der Pollenzellen der Phanerogamen. Es füllen die neu gebildeten, weiterhin durch feste Scheidewände getrennten Primordialzellen den Raum der Mutterzelle vollständig aus. Die Zellvermehrung erscheint hier als Theilung des Raumes der Mutterzelle: ihr Endergebniss als die Fächerung dieses Raumes durch neu auftretende Scheidewände. Mit sehr wenigen bei einigen Algen einfachsten Baues vorkommenden Ausnahmen zeigt die Beobachtung allerwärts, dass der bildungsfähige Inhalt der in vegetativer Vermehrung begriffenen Zellen in nur zwei primordiale Zellen sich zerklüftet; Zweitheilungen die in den neu gebildeten Zellen nach Bedürfniss oft sich wiederholen. — Bei der Sporen- und Pollenbildung kommt die gleichzeitige Theilung des Inhalts in vier Primordialzellen oft, die in noch mehrere sehr selten vor. Auch hier indess geht der Bildung von vier oder mehr Tochterzellen, und der Bildung der für dieselben bestimmten Zellenkerne, die Neubildung von zunächst nur zwei secundären Kernen der Mutterzelle voraus; häufig noch von anderen Erscheinungen gefolgt, welche die beginnende Zerklüftung des Zelleninhalts in nur zwei Hälften andeuten; wie dem Erscheinen von Platten oder Gürteln, oder Doppelgürteln aus sehr körnchenreichem Protoplasma (S. 84), so dass auch diese Entstehung von mehr als zwei Tochterzellen aus dem Inhalte der Mutterzelle als eine beschleunigte, überstürzte Weiterzerklüftung des Protoplasma sich erweiset, welches zuvörderst in nur zwei Theilhälften sich zu sondern begann.

Die Bildung von mehr als zwei vegetativen Tochterzellen innerhalb einer Mutterzelle findet sich bei einigen Palmellaceen, z. B. bei den Arten von Pleurococcus. Sie giebt sich durch

1) Hofmeister, Berichte Sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Cl., 1857, p. 31.

Digitized by Google

die kugelpyramidale Form der meist in Vierzahl vorhandenen Tochterzellen zu erkennen; eine Form, welche durch wiederholte Zerklüftung des Inhalts in zwei Hälften nicht zu Stande kommen kann, da dann die erstgebildeten zwei Tochterzellen die Gestalt von Halbkugeln, die durch Theilung jeder derselben gebildeten Paare von Tochterzellen diejenigen von Kugelquadranten haben müssten. Bei Pleurococcus viridis kommt die simultane Theilung des Inhalts der Mutterzelle in vier kugelpyramidale Zellen, und die successive in zwei mal zwei, in der ersten Generation halbkugelige, in der zweiten Generation kugelquadrantische Zellen an verschiedenen Individuen der nämlichen Zellenfamilie häufig neben einander vor. — Mehr als zwei vegetative Tochterzellen bilden ferner gewisse Zellen der zu der Familie der Conjugaten gehörigen Fadenalgen der Gruppe der Mesocarpeen; Zellen die dadurch gekennzeichnet sind, dass sie nicht nur eine in der Achse der Zelle liegende Chlorophyllplatte, sondern zwei oder mehrere, durch kurze Unterbrechungen getrennte solche Platten enthalten. Bei der Keimung der Zygosporen von Craterospermum laetevirens z. B. bildet sich in der zu einem cylindrischen Schlauche sich entwickelnden inneren Lamelle der Sporenhaut eine langgestreckte Chlorophyllplatte. Hat die keimende Zelle eine Länge von durchschnittlich 0,2''' erreicht, so zerfällt jene Platte in vier, zu einer Längsreihe geordnete Parthieen. In der Mitte jedes dieser Theilstücke der Platte wird gleichzeitig eine die Zelle quer durchsetzende Scheidewand gebildet; die Zelle theilt sich in 5 Tochterzellen, von denen die beiden terminalen nur eine, die drei mittleren je zwei Chlorophyllplatten enthalten. Fernere Zelltheilungen gehen stets so vor sich, dass die Abschnürungsebene des quer sich theilenden protoplasmatischen Inhalts einer in Vermehrung begriffenen Zelle eine Chlorophyllplatte halbirt. Zellen mit zwei Chlorophyllplatten theilen sich simultan in drei Zellen, deren mittelste zwei Chlorophyllplatten enthält die übrigen nur eine. So mehrt sich im Laufe der vegetativen Entwickelung rasch die Zahl der nur eine Chlorophyllplatte enthaltenden, je zwei Tochterzellen bildenden Zellen [1]).

Vollzieht sich die Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle in mehre Theilhälften, welche den Raum der Mutterzelle völlig ausfüllen, bevor die neu gebildeten Primordialzellen feste, elastische Scheidewände erhalten, da ist überall, soweit die Erfahrung reicht, die Adhäsion dieser Primordialzellen an einander stärker, als die Adhäsion derselben an der Wand der Mutterzelle. Die Sonderung des Zellinhalts tritt zunächst nur in der Erscheinung hervor, dass er von Platten hyalinen Protoplasma's durchsetzt und in so viele Portionen zerklüftet ist, als Primordialzellen sich gebildet haben und als Scheidewände aus elastischem Zellhautstoff weiterhin sich bilden werden. Der Verlauf der Platten aus hyalinem Protoplasma entspricht dem der künftigen festen Scheidewände. Diese Platten aus durchscheinendem, körnchenlosem, stärker lichtbrechendem, sichtlich dichterem Protoplasma stellen sich als nach Innen hin vorspringende Fortsetzungen der peripherischen Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle dar. Sie erscheinen homogen, auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel, nicht aus zwei Lamellen zusammengesetzt. Gleichwohl müssen sie als die Berührungsflächen je zweier peripherischer Hautschichten des Protoplasma zweier neu gebildeter Primordialzellen betrachtet werden, da bei weiterer Entwickelung in der Mittelfläche jeder solchen Platte eine feste Zellstoffmembran sichtbar wird, die beiderseits von je einer Hautschicht eines Zelleninhalts begränzt ist. — Die anscheinende Homogeneität der Protoplasmaplatten erklärt sich aus der innigen Apposition zweier Lamellen gleichen Lichtbrechungsvermögens. Die Identität der Substanz beider Lamellen bedingt das feste Aneinanderhaften derselben. Durch kein bekanntes Mittel kann der Zusammenhang zwischen ihnen aufge-

1) De Bary, Conjugaten, p. 17.

Digitized by Google

hoben werden. Wird der zu primordialen Zellen zerklüftete Inhalt einer solchen Mutterzelle durch Anwendung wasserentziehender Mittel zur Contraction gebracht, so zieht sich derselbe von der Innenfläche der Mutterzellhaut zurück, eine zusammenhängende Masse bildend. Diese zeigt aber ganz in der Regel, den Durchschnittslinien der sie durchsetzenden hyalinen Protoplasmaplatten mit ihrer Aussenfläche entlang verlaufende, mehr oder weniger tiefe Einschnürungen. Sie erhält ein gelapptes Aussehen. Vor der Zusammenziehung war der Umriss der Gruppe von Primordialzellen glatt, von den Einkerbungen war keine Spur vorhanden. Es ist selbstverständlich, dass die Einschnürungen nur dadurch zu Stande kommen können, dass an den Orten ihrer Entstehung die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts dehnbarer ist, als an den übrigen Stellen ihrer Fläche. Der Augenschein zeigt ferner, dass die Ausdehnung der zwischen zwei Einschnürungen gelegenen Aussenfläche jeder Protoplasmaportion im Vergleich zu dem Zustande vor der Zusammenziehung nur wenig verringert ist; dass dagegen die Summe der Aussenflächen der Prominenzen und der Furchen der eingekerbten gesammten zerklüfteten Inhaltsmasse der Mutterzelle in vielen Fällen grösser ist, als die Flächenausdehnung ihrer Innenwand (vergl. Fig. 21, S. 116). Hieraus folgt mit Nothwendigkeit, dass die Zunahme der Oberfläche des gefurchten Inhalts durch theilweise Spaltung der denselben durchsetzenden Protoplasmaplatte entstand. Bei der Zusammenziehung des Inhalts wurde jede der Doppellamellen aus sich innig berührenden Hautschichten je zweier primordialer Zellen in ihrem der Mutterzellmembran nächsten Theile in die zwei, sie zusammensetzenden Platten gespalten.

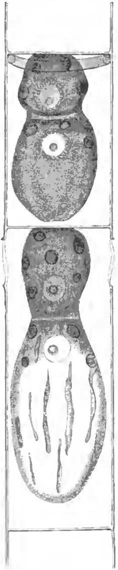


Fig. 20.

Dieses Verhalten der primordialen Tochterzellen zeigen unter den Fadenalgen in anschaulicher Weise die Oedogonieen. Das erste Anzeichen bevorstehender vegetativer Vermehrung (Zweitheilung) einer der cylindrischen Zellen des Fadens von Oedogonium ist die Anhäufung der Inhaltskörper des Protoplasma, insbesondere des Chlorophylls, in dem oberen, dem wurzelnden Hinterende des Fadens abgewendeten Ende der Zelle. Darauf tritt hier, nahe unter der Scheidewand, welche die Zelle von der nächsthöheren Zelle des Fadens trennt, eine ringförmige Masse aus glasartig durchsichtiger, halbfester, zähe gallertartiger Substanz auf. Dieser Ring ist, der Scheitelfläche der Zelle parallel, der Seitenwand derselben dicht angeschmiegt. Sein Durchschnitt senkrecht

Fig. 20. Optischer Durchschnitt zweier in Theilung begriffener Zellen des Oedogonium gemelliparum Pringsh., deren Inhalt durch Lösung von kohlensaurem Ammoniak contrahirt ist, die obere vor dem Aufbrechen der Mutterzellhaut, die untere baldnachdemselben. In der oberen Zelle ist der Verlauf der einen Hälfte des Ringes aus Zellhautstoff perspektivisch angedeutet.

auf die Seitenwand der Zelle ist nahezu kreisförmig; zunächst von sehr geringem Umfang, weiterhin zunehmend und dann elliptisch werdend. Er berührt die Seitenfläche der Zelle nur mit einer schmalen Zone seines Umfanges. Nachdem er ein bestimmtes, für die einzelnen Species der Gattung Oedogonium sehr verschiedenes Maass der Ausbildung erlangt hat, werden die Umrisse des dem Wandbeleg der Zelle aus Protoplasma oberhalb der Mitte seitlich eingelagerten Zellenkerns immer undeutlicher, seine Masse erscheint in einen, in die Länge gezogenen, nicht scharf begränzten Ballen umgewandelt. Gleich darauf werden an der bisherigen Lagerungsstätte des Kerns zwei neue Zellkerne sichtbar; gleich dem primären von Form einer planconvexen Linse. Gleichzeitig wird der Inhalt der Zelle durch eine, zwischen den beiden neuen Kernen senkrecht zur Zellenachse verlaufende Platte aus durchsichtigem, fast farblosem (schwach gelblichen) Protoplasma in eine kleinere obere und grössere untere Hälfte gesondert. Diese Platte wird allmälig, von der Peripherie des Zelleninhalts zur Achse vorschreitend, ausgebildet. Beim ersten Sichtbarwerden derselben an grösseren Oedogonienformen zieht sich durch ihre Mitte ein Strang des Systems nach verschiedenen Richtungen geneigter chlorophyllgefärbter Protoplasmaplatten, welche — polygonale Hohlräume einschliessend — den Mittelraum der Zellen durchsetzen. Bringt man den protoplasmatischen Zelleninhalt auf dieser Entwickelungsstufe zur Contraction, so verschwindet die ringförmige Anlage der Platte unter den Augen des Beobachters, in die Hautschicht des Zelleninhalts sich zurückziehend[1]). Nach vollständiger Ausbildung besitzt die Platte membranähnliche Consistenz, gleich der Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts. Wird jetzt, nachdem die Platte das ganze Lumen der Zelle quer durchsetzt, das Volumen des protoplasmatischen Inhalts durch wasserentziehende Mittel verkleinert, so wird die Platte — in Folge ungleicher Verminderung der beiden Hälften, in welche sie den Zellinhalt trennt — bauchig aufgetrieben; meist nach der unteren, inhaltsärmeren, wasserreicheren Hälfte der Zelle hin, welche bei Wasserentziehung relativ mehr Wasser, mehr Substanz verliert. Dabei erscheint gewöhnlich (doch nicht immer) die Platte ringsum von einer seichten, auf ein Viertel bis auf die Hälfte des Halbmessers des contrahirten Zelleninhalts eindringenden Ringfurche eingeschnürt. — Dies ist der Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus den innig aneinandergeschmiegten Hautschichten der beiden primordialen Tochterzellen, in welche nach der Verdoppelung der Zellenkerne der protoplasmatische Inhalt der Mutterzelle sich zerklüftete. Es lässt sich diese Zusammensetzung direct nicht beobachten; die Trennungsschicht der beiden Primordialzellen erscheint, soweit sie einander dicht berühren, jetzt und noch geraume Zeit als einfache, gleichartige Platte.

Während der Ausbildung der Trennungsschicht entfernen sich die Kerne der beiden Tochterzellen jederseits von derselben; derjenige der oberen rascher. Hat dieser etwa die Mitte seiner Zelle erreicht, so berstete die Haut der Mutterzelle genau in der Mittellinie der schmalen Zone, in welcher der Ring aus halbfester Substanz ihr angeschmiegt ist, mit scharfem Querrisse; zunächst einseitig, so dass bei der sofort beginnenden Längsstreckung der oberen Primordialzelle der Zellfaden an dieser Stelle umklappt. Die spaltenförmige Oeffnung wird durch Längsdehnung der von Innen her ihr angelagerten ringförmigen Masse verschlossen gehalten. Bald greift der Riss rings um die Zelle. Die Streckung des Inhalts und der den Riss verschliessenden Masse holt an den letzten Rissstellen die an den früher entstandenen vorausgeeilte ein, und die Achse des Fadens wird wieder gerade gerichtet. Bei dieser Dehnung wird die ringförmige Anhäufung aus halbfester Substanz, die ober- und unterhalb des Ringrisses der Mutterzellhaut der Innenfläche desselben in einem äusserst schmalen Quergürtel fest anhaftet, durch einen von aussen her eindringenden Spalt bis zu einer mässigen Tiefe in zwei Platten zerklüftet, so dass sie wie eine dicke, gefaltete Membran erscheint; und dann in die Länge gezogen, wie ein Stück Teig. So wird sie in ein cylindrisches Membranstück verwandelt, welches zwischen die beiden Hälften der Mutterzellhaut — die obere, kleine, kappenförmige, und die untere, grössere, scheidenförmige, eingeschaltet ist, und die Aussenfläche des neu hinzugekommenen, von der oberen Tochterzelle eingenommenen Stückes des Zellen-

1) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild. der Pflanzenzelle, p. 39.

Digitized by Google

fadens darstellt. Nach der Ausgleichung der durch zunächst einseitiges Einreissen der Mutterzellhaut hervorgerufenen Knickung der Zellenachse beginnt die untere primordiale Tochterzelle ein Längenwachsthum, während das der oberen vorerst still steht. Die sich streckende untere Zelle hebt die obere aus dem scheidenförmigen Zellhautstücke empor. Bis die Trennungsfläche beider Primordialzellen über den Rand der Scheide emporgehoben wurde, bleiben die Aussenflächen beider durchweges im Zustande der Hautschicht einer Protoplasmamasse. Bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln ziehen sich beide Zellen, aneinander haftend, in ihrer Totalität zusammen. Erst nachdem die Trennungsfläche beider eine kurze Strecke über den oberen Rand des Scheidentheils der Mutterzellhaut hervortrat, wird zwischen die beiden Lamellen der Berührungsfläche der Tochterzellen eine Scheidewand aus festem, elastischem Stoffe sichtbar. Diese Scheidewand ist dem unteren Ende des neu eingeschalteten, die obere Tochterzelle umhüllenden cylindrischen Membranstücks im rechten Winkel angesetzt. Ihre Ausbildung geschieht von der Peripherie zur Achse der Zelle allmälig, wenn auch sehr rasch vorschreitend. Wird unmittelbar nach dem Hervortreten der Trennungsfläche der Tochterzellen über den Rand der Scheide der Zelleninhalt contrahirt, so haften beide Primordialzellen in der axilen Gegend der Zelle noch aneinander, die Scheidewand hat die Form einer durchlöcherten Scheibe. Binnen kaum einer Minute wird sie aber zu einem vollständigen, geschlossenen Diaphragma. Der ganze Process der Zellenvermehrung verläuft schnell. Vom ersten Sichtbarwerden des Ringes bis zum Aufreissen der Membran der Mutterzelle verstreichen bei warmer Witterung nur etwa 2 Stunden; von da bis zur völligen Ausbildung der Scheidewand 5—15 Minuten. — Mit dem Hervortreten aus dem Scheidentheil der Mutterzellmembran ist das Wachsthum der unteren Tochterzelle in allen Fällen vollständig beendet. Das der oberen, zunächst noch kurzen, dauert unter allmäligem Dünnerwerden des neu eingeschalteten Membranstücks noch fort, bis die Zelle etwa die Länge, und ihre Membran die Dünnheit, derer der unteren Tochterzelle erreicht hat. Jede obere Tochterzelle einer Oedogoniumzelle zeigt an ihrem oberen Ende mindestens eine der kappenförmigen kleineren Hälften der Mutterzellhaut; jede untere Tochterzelle ist dicht unter dem obern Ende von dem Rande mindestens einer der scheidenförmigen grösseren unteren Hälften der Mutterzellhaut umsäumt. Wenn eine obere Tochterzelle zur neuen Vermehrung sich anschickt, so wird der Zellstoffring nahe unter der unteren Gränze des Saumes der Kappe der Innenfläche der Zellhaut angelagert; beim Herannahen einer neuen Theilung einer unteren Zelle nahe über dem Saume der Scheide. Da die Anlagerungsstelle des Zellstoffringes für den Ort des Aufspringens der Mutterzellhaut maassgebend ist, so wird bei jeder Theilung einer oberen Tochterzelle ein neues Kappenstück dem unteren Rande der bereits vorhandenen Kappen angesetzt; bei jeder Theilung einer unteren Tochterzelle ein neues sehr kurzes Scheidenstück dem oberen Rande der Scheide angefügt. Bei jeder fernern Wiederholung der Theilungen tritt das Gleiche ein; und so erscheint das obere Ende vieler Oedognienzellen von einem System paralleler Ringe umsäumt, die im Profil gesehen nach oben von convexem, nach unten von planem Umriss sind, und in der Aufeinanderfolge von oben nach unten gleich den Zähnen eines Sägeblattes über einander vergreifen: dies sind die Systeme aneinander geschlossener Kappenstücke. Oder die Zelle ist, nahe unter ihrem oberen Ende, von Ringen umgeben, die das umgekehrte Verhältniss einhalten: die Systeme aneinander gefügter Scheidenstücke. Das erstere Verhältniss ist selbstverständlich die Regel namentlich für die oberen Endzellen der am Hinterende angewachsenen Fäden. — Die Kraft, welche die Haut der Mutterzelle sprengt und die ringförmige Anhäufung halbweichen Zellhautstoffes zu einem cylindrischen Membranstücke dehnt, ist die endosmotische Spannung des Zelleninhalts. Die Anhäufung halbweichen Membranenstoffs verhält sich dabei passiv. Dies geht augenscheinlich daraus hervor, dass unter Umständen — bei besonderem Reichthume der oberen Primordialzelle an bildungs- und quellungsfähigen Inhaltstoffe — das nach dem Bersten der Mutterzellhaut neu eingeschaltete Membranstück bauchig aufgetrieben wird: die einzige Weise, auf welche eine Zunahme des Durchmessers vegetativer Zellen der Oedogonienfäden zu Stande kommt. Vermehrt sich die aufgeblähete Zelle durch fernere vegetative Zweitheilungen, so wird ein dickeres Fadenstück zwischen die zuvor angelegten dünneren einge-

Digitized by Google

schoben. Starke bauchige Anschwellung der oberen Tochterzelle ist Regel bei der Bildung der keimbereitenden, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Zellen, den Oogonien, der meisten Arten der Gattung. Die Vorgänge bei der Anlegung der Fortpflanzungszelle weicht ausserdem in nichts Wesentlichem von denen der vegetativen ab[1]; das Gleiche gilt vor der Vermehrung der Zellen der mit Oedogonien nahe verwandten Gattung Bulbochaete[2]).

Die Schwärmsporen der einen Haupteintheilung der Algenfamilie der Volvocinen schwärmen in familienweiser Vereinigung. Hier erfolgt die Bildung sämmtlicher Zellen einer schwärmenden Familie durch successive Zweitheilung des bildungsfähigen Inhalts der Mutterzelle. Die so gebildeten Primordialzellen — bei den verschiedenen Formen von sehr verschiedener Zahl, — bleiben innerhalb der Mutterzelle nackt, bis zur Erreichung der Vollzahl der Zellen der Familie, und bekleiden sich dann simultan mit elastischen Zellhäuten (welche an den Stellen, wo die Zellen die bewegenden Wimpern tragen, für deren Durchgang Löcher haben).

Auch bei einigen Zellenvermehrungsvorgängen von Pflanzen zusammengesetztesten Baues ist mit Sicherheit beobachtet, dass der protoplasmatische Inhalt der zur Theilung sich anschickenden Zelle bei Zusammenziehung durch Wasserverlust tief einschneidende Furchen der Aussenfläche zeigt, deren Verlauf demjenigen der künftigen Scheidewände aus festem, elastischem Zellhautstoffe entspricht. Von diesen Scheidewänden ist aber zu dieser Zeit noch keine Spur vorhanden.

Ein der Bildung neuer schwärmender Familien von Volvocinen vollkommen analoger

---

1) Eine Reihe von Arten bildet die Umgebung der Eingangsöffnung in das Oogonium zu einem eigenthümlichen Organe aus, dem Befruchtungsschlauche Pringsheims. Der Entwickelungsgang ist controvers; vergl. Pringsheim, Jahrb. 1, 30; de Bary in Bot. Zeit. 1858, Beil. 82. — Ich konnte ein eigenes Urtheil mir nicht bilden, in der Umgebung meines Wohnortes wurden bis jetzt keine solchen Arten gefunden.

2) Der Entdecker der eigenthümlichen Art der Zellvermehrung der Oedogonien, Pringsheim, ist zu einer Auffassung der Thatsachen gelangt, welche von der im Vorstehenden gegebenen in wesentlichen Punkten abweicht (Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bildung d. Pflanzenzelle, p. 34; dessen Jahrbücher, 1, p. 12). Die Hautschicht der beiden Primordialzellen nimmt er für die in der Jugend weicher, bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln in derselben Weise und in demselben Maasse, wie der protoplasmatische Zelleninhalt ihr Volumen verringernden, weiterhin erst erhärtenden Membranen der Tochterzellen. Der Zellstoffring für die Anlage einer besonderen, von der eigentlichen, sehr dünnen Zellhaut verschiedenen Hülle der oberen Tochterzelle, welche die bleibende Hülle anderer Conferven vertrete. — Bei Feststellung der relativen Unterschiede zwischen der Hautschicht einer Protoplasmamasse und einer Zellmembran ist für mich der höhere Grad der Festigkeit und Elasticität dieser maassgebend; eine Differenz, die vor Allem darin ihren Ausdruck findet, dass bei Contraction protoplasmatischen Zelleninhalts durch wasserentziehende Mittel dieser an Volumen weit mehr abnimmt, als die Zellmembran, und in Folge davon von der Zellhaut sich zurückzieht, welcher er bis dahin angeschmiegt war. Einschneidender als diese Abweichung des Ausdruckes Pringsheims von dem meinigen ist diejenige unserer Auffassung der Bedeutung des Zellstoffringes. Ich kenne keine Thatsache, welche nöthigte oder auch nur gestattete, ihn und das aus seiner Dehnung hervorgehende hohlcylindrische Membranstück für ein von der eigentlichen Zellhaut der oberen Tochterzelle verschiedenes Gebilde zu erklären. Es erscheint mir als naturgemässe Auffassung des Vorganges bei der Zellhautbildung der Tochterzellen die Annahme, dass neue Membran nur an den Stellen gebildet wird, wo sie nöthig ist: als Scheidewand, welche die beiden Tochterzellen trennt, und als seitliche Umhüllung der oberen Tochterzellen. In der Negation jener Deutung Pringsheims begegnen sich alle Forscher, die seither den Gegenstand erörterten: v. Mohl (Bot. Zeit. 1855, p. 689), de Bary (dieselbe, 1858, Beil. 80). Von dem letztgenannten wird aber der Zellstoffring als Faltung der innersten Lamelle der Mutterzellhaut betrachtet: eine Anschauung, die mir unvereinbar damit scheint, dass bei Quellung derselben in Kupferoxydammoniak die Anschwellung sich auf den Ring beschränkt, nicht auf die Innenfläche der Zellhaut sich fortsetzt, und dass in Zellen, welche oft wiederholt sich theilen, die Seiten- und Endfläche nicht merklich dicker sind, als in ausgewachsenen, noch nicht getheilten Zellen (§ 21).

Vorgang findet statt bei der Entwickelung des befruchteten Keimbläschens einiger Phanerogamen zum Vorkeim und jungen Embryo: Lupinus hirsutus, L. mutabilis v. Cruikshanksii, Mirabilis Jalapa. Die Hautschichten der Primordialzellen des vielzelligen Vorkeims widerstehen minder der Einwirkung des Wassers, als die des unbefruchteten Keimbläschens. Aehnlich Tropaeolum majus, wo am unbefruchteten Keimbläschen, bisweilen wenigstens, elastische Zellhaut nachgewiesen werden kann. Diese erinnert an die Erweichung im Frühling der im Winter festen und messbar dicken Zellhaut der unbefruchteten Keimbläschen von Crocus und Viscum.

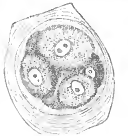


Fig. 21.

Lässt man Antheren der Arten von Iris mit gebarteten Perigonialblättern, wie I. pumila, germanica, florentina u. s. w., in denen die Pollenmutterzellen unmittelbar vor dem Zeitpunkte der Theilung in so viele Tochterzellen stehen, als Pollenzellen in jeder Mutterzelle sich bilden sollen — lässt man solche Antheren eine kurze Zeit (etwa ½ Stunde lang) abwelken, so erscheint der protoplasmatische Inhalt der Mutterzellen, sofort nachdem sie in Wasser gebracht wurden, schwach zusammengezogen, von der Innenfläche der Wand entfernt. In solchen Zellen, welche bereits in Theilung begriffen sind, ist die Oberfläche des contrahirten Inhalts gefurcht. Die Inhaltsmasse hat so viele Protuberanzen, als Tochterzellen in der Mutterzelle entstehen werden, in der Regel mehr als vier, und die einzelnen von sehr ungleicher Grösse. Im Innern jeder der Hervorragungen befindet sich ein secundärer Zellenkern. Die Richtung der Furchen ist rechtwinklig zu der Verbindungslinie der Zellenkerne der Protuberanzen, welche durch die Furchen getrennt werden. Die Innenwand der Mutterzelle ist völlig glatt; ihr aufgesetzte Leisten aus Membranenstoff, welche etwa in die Furchen des contrahirten Zelleninhalts hineinragten, sind auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel nicht zu erkennen (fig. 21). Es ist klar, dass hier die beginnende Abschnürung des Zelleninhalts zu einer Anzahl secundärer Primordialzellen noch nicht von sofortiger Bildung fester Zellhäute an den Aussenflächen der sich sondernden In-

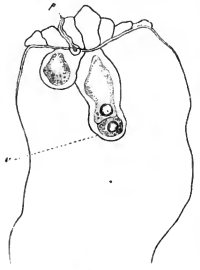


Fig. 22.

Fig. 21. Pollenmutterzelle der Iris pumila, unmittelbar vor der Bildung der festen Wände der Specialmutterzellen, aus einer etwas gewelkten Knospe genommen und in der Inhaltsflüssigkeit des Antherenfaches liegend. Der protoplasmatische Inhalt ist etwas contrahirt und zeigt Furchen der Aussenfläche. Zwischen je zweien der (in der Zahl 8 vorhandenen) für die Specialmutterzellen bestimmten Zellenkerne verläuft eine solche Furche.

Fig. 22. Optischer Durchschnitt des oberen Theiles eines vor Kurzem befruchteten Embryosackes von Leucojum vernum. Der Pollenschlauch *p* stülpt die Scheitelfläche des Embryosackes schwach ein. Der protoplasmatische Zelleninhalt der Keimbläschen ist durch verdünnte Glycerinlösung zum Schrumpfen gebracht. In den gestreckten befruchteten Keimbläschen *r* ist dieser Inhalt in zwei Hälften zerklüftet, deren jede einen Zellenkern enthält, und die nicht durch eine feste Membran, oder die ringförmige Anlage einer solchen getrennt sind.

haltsmassen begleitet ist[1]). Aehnliche Erscheinungen gehen der ersten Zelltheilung — beständig einer Quertheilung — der befruchteten Keimbläschen einiger Amaryllideen und Liliaceen voraus. Wird ein Präparat, welches ein befruchtetes, bereits in die Länge gestrecktes und zwei Zellenkerne enthaltendes Keimbläschen von Leucojum vernum, Puschkinia scilloïdes, Veltheimia viridiflora klar überblicken lässt, mit einer indifferenten Lösung (verdünnter von Glycerin oder kohlensaurem Ammoniak) behandelt, so zieht sich der Inhalt meistens in Form zweier geschlossener aneinander haftender Primordialzellen von der Zellhaut zurück, ohne dass zwischen den beiden Primordialzellen auch nur die Spur einer sie trennenden Scheidewand wahrzunehmen wäre[2]).

§ 16.
Zelltheilung mit gleichzeitiger Ausbildung der Scheidewände.

Die Substanz, welche der zu einer neuen Primordialzelle sich zusammenziehende Inhalt oder Inhaltstheil einer Mutterzelle einbüssen muss, um seine Volumenverminderung zu ermöglichen (S. 86), ist in vielen Fällen nachweislich Wasser. In anderen ist es ein dünnflüssiger Schleim, in anderen eine zähere Gallerte, in noch anderen eine Schicht eines halbfesten Körpers zäher Beschaffenheit, welche in kürzester Frist zu einer elastischen, festen Haut sich umwandelt. So liegt eine Reihe schrittweiser Uebergänge vor, von der, die Ballung neuer Primordialzellen begleitenden und vermittelnden Ausscheidung reinen Wassers aus der Masse derselben zur Aussonderung fester, gleich beim ersten Sichtbarwerden elastischer und der Einwirkung in Wasser dauernd widerstehender Membranen aus der Aussenfläche der sich individualisirenden Primordialzellen. Wo die Ausscheidung solcher Membransubstanz in der Trennungsfläche der Theilhälften eines, zu mehreren Primordialzellen sich abschnürenden protoplasmatischen Zelleninhalts die, von der Peripherie nach dem Centrum vorschreitende, Sonderung Schritt vor Schritt begleitet, da wird die neu sich bildende Scheidewand als eine der Innenfläche der Mutterzellhaut aufgesetzte schmale Leiste sichtbar, die allmälig an Breite zunimmt, bis sie endlich den Zellraum durchsetzt.

Bei Abrundung des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium von Vaucheria sessilis zum Keimbläschen werden Tropfen farblosen Schleimes aus der Mündung des sich öffnenden Oogonium ausgestossen[3]). Bei Oedogonium ciliatum Hass. häuft sich um den, zum Keimbläschen sich ballenden Theil des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium eine Schicht flüssig-schleimigen, etwas körnigen Stoffes. Der zu den primordialen Sporen sich contrahirende, getheilte Inhalt der Sporenmutterzellen von Physcomitrium pyriforme ist zähem, glashellen Schleime eingebettet (S. 98). In weitester Verbreitung tritt bei der Bildung von Schwärmsporen in deren nächster Umgebung, innerhalb der Mutterzelle, die Anhäufung einer schleimig-flüssigen, durch-

1) Hofmeister, Abh. Sächs. Ges. d. Wiss., 7, p. 637. Nägeli beschreibt als verbreitete Erscheinung bei Bildung der Specialmutterzellen des Pollens von Monokotyledonen, dass der getheilte Inhalt in Form mit anliegenden Wänden sich berührender besonderer (primordialer) Zellen hervortrete, wenn durch Endosmose von Wasser die Mutterzelle sich erweitere, und bildet einen solchen Fall von Lilium und Bryonia ab (Nägeli, Entw. d. Pollens, 12). Kein späterer Beobachter hat diese Angaben zu bestätigen vermocht, und Nägeli selbst hat später den Hergang in anderer Weise erklärt: der Zellraum vergrössere sich durch Aufquellen der Zellhaut, und dabei reissen die Scheidewände von der Innenfläche desselben ab. (Zeitschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 314). 2) Hofmeister a. a. O., p. 696.

3) Pringsheim, Monatsber. Berlin. Akad. 1855, März, S. 8 des Aufs.; fig. 6—8 der Tafel.

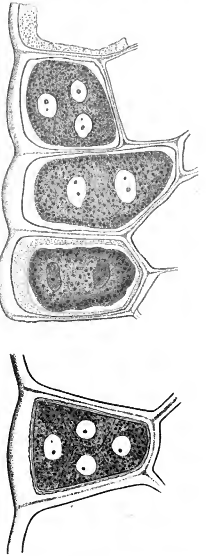
siebtigen, sehr hygroskopischen Substanz auf. Die Anschwellung dieser Substanz durch Wasseraufnahme ist es, welche aus der geöffneten Mutterzelle die Sporen ausstösst, langsam nach der Oeffnung hin sie vor sich herschiebend. Diese Substanz ist dünnflüssig, vertheilt sich rasch im Wasser, und ist nur bei sorgfältigster Regulirung schräg einfallender Beleuchtung unter dem Mikroskope wahrnehmbar z. B. bei Saprolegnia[1]; Vaucheria, Cladophora, Stigeoclonium. Sie ist dickflüssiger, und hält die Sporen vor der Oeffnung eine Zeit lang zusammen in den Mikrogonidien erzeugenden Zellen von Hydrodictyon utriculatum[2], Ulothrix rorida, Ectocarpus firmus, Haligenia bullosa[3]. Bei den Oedogonien und Bulbochaeten sieht man, wenn die Schwärmspore etwa mit der halben Körperlänge aus der aufklappenden Haut ihrer Mutterzelle hervorgetreten ist, eine dünne, scharf umschriebene Membran von ihrem ausgetretenen Theile (so bei den Oedogonien bei Bulbochaete setigera) oder von ihrem ganzen Umfange (so bei Bulbochaete crassa) plötzlich sich abheben. Diese Membran wird zu einer, zunächst der Spore ziemlich eng anliegenden, bald aber sich durch Aufquellen erweiternden Blase, die endlich, mehr und mehr zu Gallerte aufschwellend, der Schwärmspore den Durchgang gestattet. Vor dem Aufbrechen ist innerhalb der Membran der Mutterzelle durch kein Mittel diese Blase von der Aussenfläche der Schwärmspore abtrennbar. Sie ist also noch von weicher Beschaffenheit, erhärtet erst während des Austrittes[4].

Die Entwickelung der zusammengesetzten Pollenkörner, welche vielen Phanerogamen zukommen (z. B. Acacien, Orchideen, vielen Ericaceen und Verwandten) geschieht allgemein in der Art, dass der Inhalt einer Pollenmutterzelle vor Eintritt oder doch vor Beendigung der Zerklüftung in eine Anzahl von Primordialzellen, im Ganzen auf einen kleineren Raum sich zusammenzieht, und mit einer neuen, der Innenfläche der Mutterzellhaut nicht adhärirenden Membran sich umkleidet, worauf in der neugebildeten einzigen Zelle die Zerklüftung in parenchymatisch vereinigte Zellen erfolgt. Die neue Membran des zusammengesetzten Pollenkorns wird in einigen Fällen nachweislich in halbflüssiger Form ausgeschieden. So bei der Bildung der Pollentetraden, der Orchidee Phajus Wallichii Lindl. — Die Pollenmutterzellen desselben bleiben, wie bei der grossen Mehrzahl der Orchideen, bis nach vollendeter Bildung der Vierlings-Pollenkörner zu einem die Antherenfächer ausfüllenden fest verbundenen Gewebe polyëdrischer Zellen vereinigt. Die freien Aussenwände der Zellen der Aussenflächen dieser Gewebemassen verdicken sich zeitig sehr beträchtlich. An den Seitenwänden derselben Zellen nimmt die Verdickung nach Innen zu ab. Die Zellwände des Innern sind nur mässig verdickt. Die verdickten Wände bestehen aus einer äusseren schmalen Schicht stärkeren, einer breiteren inneren geringeren Lichtbrechungsvermögens. Nach Auftreten der zwei secundären oder vier tertiären Kerne dieser Zellen erscheint, ohne dass die Zellen an Grösse zunahmen, die Zahl der Schichten der Wand sehr plötzlich um eine innere Schicht vermehrt, die an den dickeren Stellen der Wand breiter, an den dünneren schmäler ist. Im frischen Zustande, bei Untersuchung dünnerer Durchschnitte in Wasser, ist diese Schicht von glasheller Durchsichtigkeit (Fig. 23. *A*, die beiden oberen intacten Zellen). Mit Iodwasser oder mit Chlorzinkiod behandelt färbt sie sich gelblich und nimmt ein körniges Aussehen an, während die äusseren Schichten der Wand durchsichtig und im ersten Falle farblos bleiben, im zweiten sich bläuen die innerste Schicht (Fig. 23, die untere Zelle). An angeschnittenen Zellen, deren Inhalt ausgeflossen ist, erhält sie sich kurze Zeit (Fig. 23, oberste Zelle), weiterhin vertheilt sie sich in dem das Präparat umgebenden Wasser. — In den nächst älteren Knospen findet sich an der Stelle dieser Schicht die feste, bleibende Membran der Pollentetrade; noch sehr dünn, aber gleich bei dem Uebergange aus dem halbfesten in den starren Zustand aus zwei Lamellen, Exine und Intine, zusammengesetzt, deren äussere da dicker ist, wo jene halbflüssige Schicht am breitesten war[5].

1) Dutrochet, Mémoires, ed. Paris, 1, p. 3.
2) Cohn in N. A. A. C. C. L., 24, 1, Tf. 19, fig. 11.
3) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 14, Tf. 18, fig. 4, Tf. 24, fig. 6, Tf. 30, fig. 7.
4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 28.
5) Fig. 23, *B*; — Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 7, p. 649.

Die von der ihr Volumen verringernden protoplasmatischen Inhaltsmasse ausgestossene Substanz adhärirt hier somit starker der Innenfläche der Zellhaut, als der Hautschicht des Inhaltes [1]).

Die Ausscheidung einer Schicht von Substanz aus dem in Volumenverringerung begriffenen Inhalt einer Zelle, welche fester an der Innenfläche der Zellhaut haftet als an der Aussenfläche des protoplasmatischen Inhaltes, stellt den unmittelbaren Uebergang zu der Erscheinung dar, dass sehr bald nach dem Beginn der Abschnürung des die Zellräume ausfüllenden Inhalts in zwei oder mehrere Theilhälften, innerhalb der Trennungsflächen derselben, festere Membranensubstanz in Form der Innenfläche der Zellhaut aufgesetzter, nach Innen zu wachsender Leisten auftritt. In Bezug auf den Zeitpunkt dieses Auftretens auf die Dauer der Ausbildung, wie auf den Grad der Härte und der Widerstandsfähigkeit der Substanz der Anlage neuer Scheidewand gegen Wasser und wässerige Flüssigkeiten bestehen mannichfaltige Verschiedenheiten. Bei der grossen Mehrzahl der Monokotyledonen erfolgt ganz plötzlich die Bildung der Scheidewände, durch welche die Räume der Pollenmutterzellen in vier (selten mehrere) Fächer, die Specialmutterzellen des Pollens abgetheilt werden. In den nämlichen Antheren finden sich Pollenmutterzellen ohne Scheidewand, und solche mit fertig gebildeter, sehr dünner; Mittelstufen sucht man vergeblich. So namentlich bei Hemerocallis [2]), Tradescantia [3]) und bei Lilium. Das Gleiche gilt von den Pollenmutterzellen der Abietineen [4]) und den Sporenmutterzellen der Equiseten [5]). Dass aber auch in diesen Fällen die Sonderung des Mutterzelleninhalts in zwei Primordialzellen nicht simultan in der ganzen Trennungsfläche, sondern von der Peripherie zum Centrum sehr rasch fortschreitend erfolge, dafür spricht einerseits die für die bärtigen Irisarten nachgewiesene Einfurchung des Inhalts der zur Theilung sich an-



A

B

Fig. 23.

Fig. 23. Querdurchschnitt der peripherischen Zellen des Inhalts eines Antherenfachs von Phajus Wallichii. *A.* unmittelbar vor der Tetradenbildung (die unterste Zelle mit Chlorzinkiod behandelt; ihr Inhalt dadurch contrahirt). *B.* nach Anlegung der bleibenden Membran der Tetrade, während der Zerklüftung in 4 Tochterzellen.

1) Ein solcher halbflüssiger Zustand der bleibenden Membran konnte bisher bei Bildung

schickenden Mutterzelle vor Beginn der Scheidewandbildung (S. 106); andererseits die Beobachtung, dass bei einigen der erwähnten Pflanzen Erhärtung und Verdickung der die Zelle bereits vollständig durchsetzenden Wand sichtlich von der Innenwand aus nach dem Mittelpunkte zu vorschreitet[6]), endlich dass bei einigen, jenen nächst verwandten Gewächsen das Auftreten einer im Aequator der Zelle deren Innenwand ansitzenden, dünnen Ringleiste nachgewiesen werden kann: so bei Allium victoriale[7]).

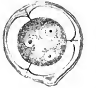


Fig. 21.

Bei der Mehrzahl der Dikotyledonen geht die Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzellen langsamer vor sich. Dies tritt besonders anschaulich dadurch hervor, dass die nach Innen vorspringenden, den Zerklüftungsflächen des Zelleninhalts entsprechend auf der Innenwand der Mutterzelle verlaufenden ersten Entwickelungszustände der Scheidewände gleich nach ihrer Anlegung sich stark verdicken. Die Verdickung beginnt an der Ansatzstelle der Scheidewand an die Zellhaut, und schreitet mit der Verbreiterung der neuen Wand nach dem Centrum der Zelle allmälig vorwärts. Die in den Inneuraum der Zelle vorspringenden Leisten erhalten so einen dreieckigen Querschnitt. In solcher Form wachsen sie bei den Passifloreen bis zu etwa $^1/_{12}$, bei Anthoceros laevis (Fig. 25)[8]) bis zu $^1/_8$, bei den Cucurbitaceen[9]) bis zu $^1/_4$, bei Malvaceen (Althaea) selbst bis zu $^1/_2$ des Durchmessers des Mutterzellraumes. Der Inhalt der Zelle wird durch tiefe Einschnürungen in mehrere (in der Regel vier) Lappen getheilt, die im Mittelpunkt der Zelle zusammenhängen. Wird die Zellhaut sammt den unvollständigen Scheidewänden aufgelöst (durch Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak), so stellt sich der gelappte Zelleninhalt als zusammenhängende Masse dar. Weiterhin wird auch hier die Abschnürung der Theilhälften des Zelleninhalts sehr beschleunigt. Der Beschluss der langsam begonnenen Scheidewandbildung verlauft rasch. Die breiten, im Querschnitt dreieckigen Anlagen der Scheidewände gehen nach Innen hin in sehr dünne Lamellen über, welche centripetal wachsend noch in sehr kurzer Zeit im Mittelpunkte der Zelle zusammentreffen[10]) (Fig. 24)[11]). Erst nach vollendeter Fächerung der Pollenmutterzelle in vier (selten mehrere, noch seltner wenigere) Specialmutterzellen wird der Inhalt einer jeden solchen Specialmutterzelle dadurch zur Pollenzelle umgebildet, dass er unter Verminderung seines Volumens mit einer Membran sich umkleidet, welche von der der Specialmutterzelle verschieden ist; — der bleibenden Membran der Pollenzelle. Häufig geht diesem Vorgang eine beträchtliche Verdickung der Specialmutterzellmembran, eine entsprechende Verkleinerung des Specialmutterzellraumes voraus, so namentlich bei den Malvaceen. — Noch deutlicher ausgesprochen ist das allmälige Wachsthum nach Innen einer als Ringleiste auftretenden Querscheidewand bei der vegetativen Zellvermehrung der Fadenalgen aus den Familien der Cladophoreen und Zygnemaceen. Diejenigen der im Allge-

Fig. 24. Pollenmutterzelle von Passiflora alata, kurz vor Vollendung der Ausbildung der Scheidewände, mit Zuckerlösung behandelt.

---

der Tetraden anderer Orchideen, der von Pyrola und Periploca, und bei der Bildung einzelner Pollenkörner nicht direct nachgewiesen werden (vgl. Hofm. a. a. O. p. 648). Daran ist aber wahrscheinlich nur die geringe Mächtigkeit jener Schicht Schuld).

2) Unger, merismatische Zellbildung, 1844, 40.

3) Vgl. Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 425. 4) Derselbe, ebend. p. 670.

5) Dessen vergl. Unters., p. 98. 6) Unger a. a. O. 7) Pringsheim, Pflanzenzelle, p. 54.

8) v. Mohl in Linnaea 13, 1839, p. 273. 9) Mirbel in Mém. acad. des Sc., 13, Tf. 9. f. 83.

10) Nägeli (Entw. des Pollens. Zürich, 1842, p. 15), — der um dieser Beobachtung willen das schichtweise Hineinwachsen der Leisten in den Zellraum bezweifelt.

11) Das allmälige, wenn auch schnelle Wachsthum nach Innen auch des dünnen Theiles der Scheidewände hat v. Mohl in überzeugender Weise dargethan, indem es ihm gelang, Pollenmutterzellen von Althaea rosea, die ihre Scheidewände erst halb gebildet hatten, zu zersprengen und den unverletzten protoplasmatischen Inhalt als vierfach tief gelappte Masse auszutreiben (v. Mohl in Wagners Handwörterb. d. Physiol., 4, p. 148).

Digitized by Google

meinen cylindrischen Zellen, welche im Beginne der Scheidewandbildung sich befinden, zeigen ungefähr in der Mitte der Länge an einer gürtelförmigen Stelle eine leichte Einschnürung der chlorophyllführenden Schicht des Wandbeleges aus Protoplasma unterhalb der Hautschicht desselben: eine anscheinende Verdickung der Hautschicht innerhalb einer ringförmigen Zone[1]). Anwendung wasserentziehender Mittel, welche nicht quellungserregend oder lösend auf neu gebildete Membranen wirken, lassen erkennen, dass diese Erscheinung auf dem Vorhandensein einer sehr schmalen, sehr dünnen queren Ringleiste aus Zellhautstoff beruht, welche — der Innenfläche der Zellhaut rechtwinklig ansitzend, — den protoplasmatischen Inhalt mit einer Ringfurche einschnürt[2]). Lösung von Zucker in angemessener Concentration ist das beste der anzuwendenden Reagentien; — Essigsäure[3]), Lösungen von Iodmetallen, von Chlorcalcium, selbst von säurehaltigem Glycerin machen die Ringleiste aufquellen und entziehen sie der Beobachtung: sehr leicht bei Cladophora fracta, etwas schwieriger bei Cl. glomerata; noch widerstandsfähiger ist ihre Substanz bei den Spirogyren[4]). Langsam und stetig verbreitet sich die Ringleiste, den Inhalt immer tiefer einschnürend, endlich die immer enger gewordene Oeffnung schliessend, welche — meist genau in der Längsachse der Zelle, selten excentrisch, durch sie hindurchgeht. So bildet sie sich zur vollständigen Scheidewand um. Bei normalem Entwickelungsgange nimmt die neue Wand erst nach völliger Schliessung der Oeffnung beträchtlich an Dicke zu. Es ereignet sich aber bei der Zimmercultur der Cladophora fracta äusserst häufig, dass das centripetale Wachsthum der als Ringleiste angelegten Scheidewand der Längsachse der Zelle nur bis auf einen gewissen Grad sich nähert und dann still steht. Solche unvollständige Scheidewände bilden sich nicht selten in einer Zelle successiv mehrere. Sie wachsen weiterhin bedeutend in die Dicke, und lassen dann einen

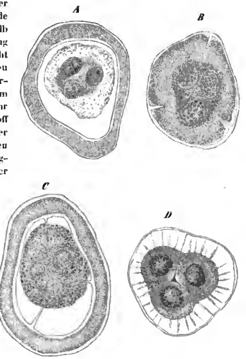


Fig. 25.

Fig. 25. Sporenmutterzellen verschiedener Entwickelung des Anthoceros laevis. *A-C.* Durchschnittsansichten. *A.* mit Alkohol, darauf mit Wasser behandelt, nach Bildung der tertiären Kerne, vor Anlegung der Scheidewände. *B.* nach Anlegung dieser, in absolutem Alk. untersucht. *C.* weiter vorgerückter Zustand; nach der Behandlung mit Alkohol ist Wasser zugesetzt, dadurch die Zellhaut (wie bei *A*) radial geschwollen. *D.* perspectivische Ansicht eines ähnlichen Entwickelungszustandes; vor dem Aufquellen der Membran gezeichnet.

1) v. Mohl, verm. Schr., p. 366.
2) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild. d. Pflanzenzelle, Berlin 1854, p. 21; bestätigt unter Rücknahme früherer anderer Ansicht durch v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 733.
3) Pringsheim a. a. O. p. 23. 4) A. Braun, Verjüngung, p. 259.

geschichteten Bau deutlich erkennen. Die einzelnen Lamellen verlaufen den allgemeinen Regeln der Schichtenordnung in pflanzlichen Membranen gemäss[1]). — Die Ausbildung der ringleistenförmigen Anlage der Scheidewand zum geschlossenen Diaphragma geschieht noch langsamer in den unterirdisch wachsenden dicken Protonemafäden, den dickeren Haarwurzeln (»Strebewurzeln« Gümbels) von Laubmoosen, beispielsweise derer von Funaria hygrometrica, Phascum cuspidatum, Fissidens bryoides. Diese Haarwurzeln vermehren die Zahl ihrer zu einer Längsreihe geordneten langcylindrischen Zellen durch stetig wiederholte Zweitheilung der jeweiligen Endzelle mittelst zur Längsachse der Zellen stark geneigte Scheidewände. Bevor die ringförmige Anlage einer solchen Scheidewand auch nur ein Viertheil des transversalen Durchmessers der Zelle erreicht hat, wird ganz in der Regel in der oberen Theilhälfte der Zelle schon die neue Zweitheilung durch Bildung zweier neuer Zellkerne vorbereitet (Fig. 27).

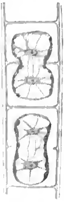


Fig. 26.

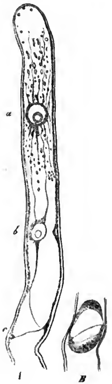


Fig. 27.

In Zelltheilung begriffene Zellen von Haargebilden verschiedener Gefässpflanzen lassen häufig die ringleistenförmigen Anlagen von Scheidewänden erkennen. So z. B. die jungen Haare von Echalium agreste. In anderen erscheint die dem Wasser Widerstand leistende Wand plötzlich, und vor ihrem Auftreten findet sich an ihrer Stelle eine den Zellraum durchsetzende Platte eines Lichtbrechungsvermögens, welches von dem des übrigen Inhalts der Zelle differirt. Diese Platte widersteht nicht dauernd dem Einflusse des Wassers: sie verschwindet bei längerem Liegen des Präparats in solchem. So bei Tradescantia virginica in den Haaren der Staubfäden, bei Hibiscus Trionum in denen der Petala[2]).

In Bezug auf die allmälige oder plötzliche Ausbildung der neu auftretenden Scheidewände bei der vegetativen Vermehrung der Zellen geschlossener Gewebe liegen nur wenige Beobachtungen

Fig. 26. Zwei in Theilung begriffene Zellen von Spirogyra Heerii, nach Behandlung mit Zuckerwasser und Contraction des Zelleninhalts, im optischen Durchschnitt gezeichnet. Die untere ist etwas weiter entwickelt als die obere. In jeder Zellenhälfte ein secundärer Kern, von welchem Strömungsfäden von Protoplasma ausgehen. Die äusserste Schicht der Zellenmembran ist zu einer Gallerthülle aufgelockert.

Fig. 27. *A.* Fortwährendes Ende einer starken Haarwurzel von Funaria hygrometrica. Die Endzelle enthält zwei secundäre Kerne *a* und *b*. Die Querwand *c*, welche sie von der nächstunteren Zelle trennt, ist nicht weiter, als bis zu einem wenig nach Innen vorspringenden Ringe entwickelt — *B.* stellt die Gegend dieser Querwand nach Behandlung desselben Präparats mit Zuckerlösung dar. Der protoplasmatische Zelleninhalt hat sich zu mehreren sphäroidischen Ballen contrahirt; ein solcher ragt zum Theil in die Oeffnung jener Ringleiste hinein.

1) Die aus diesen Erscheinungen gefolgerte Deutung der unvollständigen Scheidewände als Einfaltungen der innersten Lamelle der Zellhaut (Pringsheim a. a. O. p. 26), beruht auf der Voraussetzung, dass die geschichtete Structur der Zellhaut das Ergebniss successiver Anlagerung neuer Wandschichten auf die Innenflächen bereits vorhandener sei, — eine Voraussetzung, für welche kein bündiger Beweis vorliegt und die mit manchen Thatsachen unvereinbar ist. Vergl. § 27. 2) Hofmeister, Entst. d. Embryn, 7.

vor; — Beobachtungen theils der Anwesenheit zweier, durch keine feste Scheidewand getrennter Primordialzellen in dem nämlichen Zellraume[1]), theils des Zustandes der Weichheit und Zusammenziehbarkeit durch Wasserentziehung der membranösen Umgränzungen der Einzelzellen ganzer, von festen Zellhäuten umschlossener Gewebsmassen. Der letztere Fall ist nicht selten an den Embryokügelchen dikotyledoner Gewächse. Als schlagendes Beispiel verdienen die Borragieeen genannt zu werden. Wird das bereits aus Hunderten von Zellen bestehende Embryokügelchen von Pulmonaria officinalis, Borrago officinalis, Nonnea violacea in Glycerin, oder Chlorcalcium- oder Zuckerlösung gebracht, so zieht sich das gesammte innere Gewebe von der straffen festen Membran zurück, welche von den Aussenwänden der Oberflächezellen des Kügelchens zusammengesetzt wird. Ringförmige Scheidewandanlagen sind in geschlossenen Zellgeweben bis jetzt noch nicht bestimmt nachgewiesen[2]). Alles deutet darauf hin, dass die Plötzlichkeit der Ausbildung und Erhärtung der Scheidewände der weitaus häufigere Vorgang sei.

§ 17.

Zellbildung im protoplasmatischen Zelleninhalte, freie Zellbildung.

Die Bildung von Tochterzellen aus einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der fortlebenden Mutterzelle; die Individualisirung von Portionen des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Primordialzellen, welche in dem übrigen Protoplasma der Mutterzelle eingebettet sind: — diese Bildung freier Tochterzellen im engsten Sinne ist eine im Pflanzenreiche wenig verbreitete Erscheinung. Nur drei Reihen von Entwickelungsvorgängen lassen sich als Beispiele derselben anführen: die Bildung der Keimbläschen (und Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen, insofern solche vorkommen) der Phanerogamen, Gymnospermen, Gefässkryptogamen und Muscineen; die Zellbildung im Embryosacke, welche bei vielen Phanerogamen zur Entstehung des Endosperms, bei den Gymnospermen zu der des Eiweisskörpers, und diejenige, welche in den Makrosporen von Lycopodiaceen zur Anlegung des Gewebes des Prothallium führt; endlich die Entwickelung der Sporen der Flechten und der Ascomyceten, derjenigen Pilze, welche gleich den Flechten ihre Fortpflanzungszellen frei in den Mutterzellen (Schläuchen, Ascis) bilden. Im Embryosacke der Phanerogamen entstehen die Keimbläschen — diejenigen Zellen, aus deren einer in Folge der Befruchtung der Embryo sich entwickeln wird — allgemein in folgender Weise. Der Embryosack, allerwärts eine in Richtung der Längsachse des Ovulum vorwiegend ausgedehnte Zelle entwickelt in seinem protoplasmatischen Inhalt schon frühe eine grosse Vacuole; das Protoplasma ist dann der Innenfläche der Embryosackhaut als Wandbeleg aufgelagert; in manchen Fällen ausserdem noch zu verzweigten Strängen und Bändern geordnet, die theils an der Innenseite des Wandbeleges sich hinziehen,

---

1) z. B. ebends. Tf. 6, fg. 20, im Embryo von Leucojum aestivum.

2) v. Mohl (verm. Schr., p. 258) giebt an — indem er die aus der ungünstigen Beschaffenheit des Objects hervorgehende Unsicherheit der Beobachtung hervorhebt — die Wand, welche die beiden Zellen einer Spaltöffnung von Narcissus, Hyacinthus und verwandten Pflanzen trennt, trete auf in Form einer nach Innen vorspringenden Leiste, und gehe aus diesem unvollkommenen Zustand erst später in den einer vollständigen Scheidewand über. Es ist mir bei Aufwendung vieler Zeit und Mühe nicht möglich gewesen, die Ueberzeugung zu gewinnen, dass dem so sei. Mir schien die Scheidewand gleich vom ersten Sichtbarwerden als höchst zarte Linie an den ganzen trüben Inhalt der Zelle zu durchsetzen.

theils den Raum der grossen Vacuole durchsetzen. Im oberen und unteren Ende des Embryosacks ist der protoplasmatische Wandbeleg von besonderer Mächtigkeit, da die Vacuole in ihrer Gestalt mehr der Kugelform sich annähert, als der Embryosack. In der Anhäufung von Protoplasma, welche die obere, dem Eymunde zugewendete Wölbung des Embryosackes ausfüllt, werden einige freie Zellkerne als durchsichtigere, scharf umgränzte, sphäroïdische Massen sichtbar. In der Regel wenige, zwei bis drei, in seltenen Ausnahmefällen eine grössere Zahl (so bei Funkia coerulea, bei Citrus). Um jeden dieser Zellkerne sammelt sich eine Masse dichteren, stärker Licht brechenden, körnchenreichen Protoplasmas zu einem anfänglich undeutlich, später schärfer begränztem Ballen, einer primordialen Zelle. Diese Primordialzellen sind dicht an die Wand des Embryosacks und dicht aneinander geschmiegt; an den Berührungsflächen durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet. Sie nehmen weiterhin, noch vor dem Eintritt der Befruchtung, an Umfang beträchtlich zu, vorzugsweise in Richtung der Längsachse des Embryosackes, so dass ihre Gestalt der Ey- oder Birnenform genähert wird. Im Innern einer jeden tritt eine Vacuole auf, so dass der — inzwischen ebenfalls gewachsene — Zellenkern, der jetzt auch feste Bildungen, Kernkörperchen, im Innern zeigt, stark excentrisch, meist dem unteren Ende nahe zu liegen kommt. Der primäre Zellenkern des Embryosacks bleibt während dieser Vorgänge in der Regel unverändert; sehr selten wird er noch vor der Befruchtung verflüssigt. Die zur vollen Ausbildung gelangenden Keimbläschen umkleiden sich im ganzen Umfange endlich mit einer dünnen, aber festen und elastischen Membran. In den meisten Fällen erst nach erfolgter Befruchtung; in einigen noch vor derselben, so z. B. bei Crocus, Nuphar, den darauf untersuchten Rhinanthaceen, bei Viscum[1]). Indem diese feste Zellhaut, insoweit sie die Innenfläche des Embryosacks berührt, dieser fest anhaftet, werden durch ihr Auftreten die Keimbläschen an die Innenwand des Sackes befestigt. Von dieser Anheftung lösen die, noch primordialen Zellen sehr leicht von der Embryosackhaut sich ab, wenn sie durch Wasseraufnahme auf dem Objectträger des Mikroskops anschwellen und der Kugelform sich nähern: bequem zu beobachten bei Lonicera Ledebourii und Xylosteum, bei Daphne Mezereum und Laureola, bei Prunus avium und in vielen anderen Fällen[2]). Die beobachteten Abweichungen von diesem, dem normalen Bildungsgange beschränken sich darauf, dass auf irgend einer Entwickelungsstufe die Keimbläschen eines Embryosackscheitels bis auf eines zu Grunde gehen: dass sie zu grumösen, meist kugeligen Ballen verschrumpfen oder zu formlos wolkigen Massen aufquellen, endlich völlig aufgelöst werden und verschwinden. Diese Erscheinungen pflegen sehr früh aufzutreten bei Agrostemma Githago, wo ganz in der Regel um nur einen der in Dreizahl in der Scheitelwölbung des Sackes auftretenden Zellenkerne ein Keimbläschen sich ausbildet[3]). Ein späteres, noch vor der Befruchtung erfolgendes Fehlschlagen der Keimbläschen bis auf Eines (stets ist das sich erhaltende das vom Embryosackscheitel fernste) ist bei sehr vielen Arten häufig, doch nie ausnahmslose Regel[4]). Da-

1) Hofmeister in Pringsheims Jahrb., 1, p. 178.

2) Derselbe, Entst. d. Embryo, Lpzg. 1849, 2 (Orchideen), 8 (Canna), 13 (Funkia), 27 (Iris), 30 (Monotropa), 38 (Bartonia), 41 (Ecbalium), und Derselbe in Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 671. 3) Derselbe, Entst. d. Embryo, p. 44. 4) Vergl. Denselben, Abh. S. G. d. W. 7, p. 671.

Digitized by Google

gegen wird, mit seltenen Ausnahmen, nur eines der Keimbläschen zum Embryo entwickelt; das oder die übrigen werden nach der Befruchtung verflüssigt, oder sie bleiben stationär.

Die Embryosäcke sehr vieler Phanerogamen bilden auch in der Ansammlung von Protoplasma, welche das untere, dem Eymunde fernste Ende des Embryosackes einnimmt, freie Tochterzellen. Der Entwickelungsgang dieser Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen ist genau der nämliche, wie derjenige der Keimbläschen selbst. Bei gewissen Arten ist die Anwesenheit dieser Antipoden des Keimbläschen beständig und ausnahmslos. So z. B. bei Crocus vernus, Leucojum vernum, den Triticeen, den meisten Ranunculaceen. Sie enthalten bei den genannten Gewächsen eine höhere Ausbildung, als die unbefruchteten Keimbläschen: grösseren Umfang, feste elastische und ziemlich dicke Membranen. Bei anderen Pflanzen ist ihre Anwesenheit schwankend, ihre Ausbildung oft gering, z. B. bei Zostera, Aroïdeen, Colchicaceen. Sie fehlen mit seltenen Ausnahmen den Orchideen, den meisten Najadeen, Cannaceen, Olyreen, Caryophyllaceen. Meist sind sie in Dreizahl vorhanden: bei den monopetalen Dikotyledonen ist in der Regel nur eine ausgebildet, bei den Triticeen steigt ihre Anzahl bis auf 12. — Für die Umbildung des Eychens zum Samen sind die Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen bedeutungslos. Sie werden nach erfolgter Befruchtung nicht weiter entwickelt; meist bald nach derselben aufgelöst; seltener bleiben sie länger erhalten, z. B. vom Endosperm umschlossen bei Anemone nemorosa; den Grund einer endospermleer bleibenden basilaren Anschwellung des Embryosackes einnehmend bei Arum maculatum[1]).



Fig. 28.

Die an protoplasmatischem Inhalte ausserordentlich reichen Embryosäcke einiger Tulipeen, die oft von Protoplasma ganz erfüllt sind, und keine Vacuole im Innern enthalten, bilden auch in der Mittelgegend des Sackes, nicht nur in seinen beiden Endwölbungen, secundäre Zellkerne, um welche bisweilen auch freie Tochterzellen entstehen, während auch der primäre Kern des Embryosackes von einer bläschenförmigen Zelle umschlossen erscheint, die noch vor der Befruchtung zerfliesst; — beobachtet bei Fritillaria imperialis, Tulipa Gesneriana[2]).

Fig. 28. Embryosäcke noch unbefruchteter Ovula von Orchis Morio. Die Ovula werden aus dem, bereits anschwellenden Fruchtknoten gelöst und zwischen zwei Glasplatten gebracht. Ein leichter Druck auf das Deckglas genügt zur Vertreibung der zwischen den Integumenten gewöhnlich haftenden Luftblasen. Das Gewebe der Integumente ist völlig durchsichtig; die Einstellung des Mikroskops auf die Längsachse des Embryosacks liefert die in der Zeichnung dargestellten Bilder. *a.* nach Auftreten der (noch kernkörperlosen, in Zweizahl vorhandenen) Zellenkerne der Keimbläschen im oberen Ende des Sackes. Der primäre Kern desselben liegt im unteren Ende. *b.* nach Anhäufung von Protoplasma zu Primordialzellen um dieselben; der primäre Kern des Sackes ist bereits verschwunden. *c.* nach Ausbildung dreier Keimbläschen, unter denen der primäre Kern des Sackes liegt. Im unteren Ende desselben befindet sich der vacuolenhaltige Kern einer Gegenfüsslerzelle.

---

1) Hofmeister, Abhdl. Sächs. G. d. Wiss., 7, Tf. 7, f. 4.
2) Derselbe, Entst. d. Embryo, p. 20.

Auch bei noch anderen Monokotyledonen findet sich, kurze Zeit nach dem Auftreten der Keimbläschen, an der Lagerstätte des primären Kernes des Embryosackes ein ziemlich grosses, oft den Mittelraum des Sackes völlig ausfüllendes bläschenförmiges Gebilde, mit mehr oder weniger fester Haut, meist einen Körper einschliessend, welcher völlig das Aussehen des primären Kerns des Sackes hat, bald wasserhelle Flüssigkeit, bald mehrere Zellkerne enthaltend. Man wird die Erscheinung kaum anders deuten können, denn als die Bildung einer freien Zelle um den primären Kern, welcher Zellbildung die Auflösung des Kerns, die Neubildung mehrerer Kerne unter Umständen folgen. Beobachtet bei Asphodelus luteus, Funkia coerulea, Gagea lutea, Iris pumila, Scheuchzeria palustris[1]. Insofern bei mehreren der Genannten auch ausser Tulipa und Fritillaria, insbesondere bei Asphodelus, die Umgränzung des bläschenartigen Gebildes undeutlich wird, und zerfliesst, schliesst sich an dieses Vorkommen die unter Monokotyledonen nicht allzu seltene (bei Dikotyledonen aber noch nirgends mit Sicherheit beobachtete) Erscheinung der Auflösung des primären Kernes des Embryosackes noch vor der Befruchtung, welcher das Auftreten kleinerer, secundärer Kerne zu folgen pflegt[2].

Im Embryosacke der Mehrzahl der Phanerogamen erfolgt bald nach geschehener Befruchtung, und nach Verflüssigung des primären Kerns des Sackes die Bildung freier Zellen aus einem Theile des protoplasmatischen Wandbeleges des Sackes, deren Entwickelungsgang viele Aehnlichkeit mit dem der Keimbläschen und ihrer Gegenfüssler hat: die Bildung von Endospermzellen. In dem Wandbelege des Embryosacks aus Protoplasma, welcher die Innenfläche der Embryosackhaut und auch die Aussenseite der Keimbläschen und ihrer Antipoden überkleidet, treten gleichzeitig freie Zellkerne von abgeplattet ellipsoïdischer, selten kugeliger Form in Anzahl auf. Bei ihrem ersten Sichtbarwerden sind die Kerne der Endospermzellen bläschenähnliche Gebilde, ohne feste Bildungen im Innern. Ihre Grösse übertrifft in allen untersuchten Fällen erheblich diejenige der später in ihnen entstehenden Kernkörperchen[3]. Wo sie in grosser Anzahl simultan gebildet werden, sind sie mit vieler Regelmässigkeit, in ziemlich gleichmässigen Abständen von einander, durch den Wandbeleg aus Protoplasma vertheilt: so z. B. bei Zea, Sorghum, Iris, Polygonum, Anemone; nicht selten auch der Aussenfläche des befruchteten Keimbläschens ansitzend (z. B. bei Ranunculaceen, Euphorbiaceen). Um jeden Zellenkern häuft sich ein Ballen dichteren Protoplasmas, dessen Peripherie die Beschaffenheit einer Hautschicht besitzt, und der so eine Primordialzelle darstellt. Dieser Vorgang erfolgt an allen Kernen desselben Embryosacks nahezu gleichzeitig. Der Innenfläche des Sackes liegt eine Schicht primordialer Zellen an. Zunächst sind die einzelnen von einander getrennt. Sie wachsen aber, meist sehr rasch, unter Bildung von Vacuolen im Inneren. Sind die lateralen Entfernungen der primordialen Endospermzellen nicht sehr beträchtlich, so treten sie bald seitlich mit einander in Berührung, werden durch gegenseitigen Druck polygonal, und stellen eine den Embryosack auskleidende Schicht dar. Leichter Druck löset die einzelnen Zellen von einander und

1) Hofmeister, Entst. d. Embryo, 10, 26; Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 677.
2) Derselbe a. a. O., p. 678.
3) Derselbe, Entst. d. Embryo, 11; Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 701.

Digitized by Google

von der Innenfläche des Sackes, so lange sie noch der festen elastischen Membranen entbehren. Sind diese Membranen gebildet, so haften die Endospermzellen fest aneinander und an der Innenwand des Embryosackes. Innerhalb der neugebildeten Endospermzellen geht häufig die Bildung von Tochterzellen vor sich; zu der Zeit, da die Zellen noch nicht zum geschlossenen Gewebe vereinigt sind, ausschliesslich die Bildung freier Tochterzellen. Der Hergang der Entstehung der ersten Endospermzellen im Embryosacke wird dabei im Kleinen wiederholt: neue Zellkerne entstehen, nach Verflüssigung des primären, im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen; in geringer Anzahl, kaum je mehr als vier. Um jeden dieser Kerne häuft sich ein Ballen dichteren Protoplasmas. Die Mutterzelle enthält dann 2—4 freie, sphärische Tochterzellen, welche wachsend die Mutterzelle allmälig ausfüllen. Die innere Fläche der ersten Schicht von Endospermzellen, welche der Inhaltsflüssigkeit des zellenleeren Theiles des Embryosacks angränzt, ist von einem Beleg aus Protoplasma überzogen, in welchem der nämliche Vorgang bis zum Verbrauche des plastischen Inhalts des Embryosacks sich wiederholen kann, bis zur vollständigen Ausfüllung desselben durch ein geschlossenes Gewebe. Während der Anlagerung neuer Zellschichten auf die Innenfläche der bereits vorhandenen finden in diesen letztern lebhaftes Wachsthum und Vermehrung der Zellen statt; Wachsthum vornehmlich in radialer Richtung, Zellvermehrung vorwiegend durch Theilung mittelst Scheidewänden, welche auf den Radien des Embryosackes senkrecht stehen. Hierauf beruht vorzugsweise die rasche Ausfüllung auch sehr geräumiger Embryosäcke durch geschlossenes Endospermgewebe, und beruht wesentlich die strahlige Anordnung der Zellen desselben. — Ist der Embryosack eng, so berühren sich die Zellen schon der ersten, der Wand angelagerten Schicht von Endospermzellen in der Längsachse des Sackes beim ersten Eintritt ihres Wachsthumes: so bei Pothos longifolia, Triticeen, Solanaceen, Nymphaeaceen. — Der Vorgang wird etwas modificirt, wenn die Zellkerne der ersten Endospermzellen relativ weit von einander entfernt dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes eingelagert sind, so dass die jungen Endospermzellen bei ihrer ersten Ausdehnung vollständige Kugelgestalt annehmen können, bevor sie einander berühren. Durch die Annahme der Kugelform lösen sich dieselben aus dem protoplasmatischen Wandbelege, und treten frei schwimmend in die grosse Vacuole des Mittelraumes des Sackes. Indem nun einestheils die gleiche Zellenbildung im Wandbelege des Embryosacks sich wiederholt, anderntheils in den jungen Endospermzellen die Bildung freier Tochterzellen oder auch Zellentheilung stattfindet, füllt sich der Embryosack binnen Kurzem ganz oder theilweise mit einem Breie loser, zartwandiger Zellen. So z. B. bei Leucojum

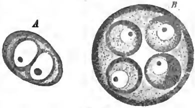


Fig. 29.

Fig. 29. Zwei in Vermehrung begriffene Endospermzellen, aus dem befruchteten Embryosack des Asphodelus albus herausgedrückt und in der Inhaltsflüssigkeit dieses Sackes frei schwimmend gesehen. *A.* mit zwei secundären Zellkernen. *B.* mit vier freien Tochterzellen im Innern.

vernum, Gagea lutea, Scheuchzeria palustris, Prunus cerasus[1]). Dieser Zellenbrei schliesst sich erst dann zu festem Gewebe zusammen, wenn seine einzelnen Zellen feste, elastische Membranen erhalten. Wo das Endosperm als nur transitorische Bildung auftritt, verlassen seine Zellen häufig nicht den primordialen Zustand, so z. B. bei Prunus, Quercus. Ihre Wandungen bleiben zerfliesslich bis zu der Zeit, wo der Zellenbrei vom heranwachsenden Embryo verdrängt und aufgezehrt wird. — In schlanken engen Embryosäcken erfolgt auch bei zeitigem Heraustreten der kugelig werdenden Endospermzellen aus dem protoplasmatischen Wandbelege die sehr frühe vollständige Ausfüllung des Sackes, wenn die in der Vacuolenflüssigkeit schwimmenden ersten Endospermzellen rasch an Grösse so sehr zunehmen, dass eine jede einen queren Abschnitt des Embryosackes ganz und gar einnimmt. Der Sack wird so sehr bald nach der Befruchtung von einer einzigen Längsreihe von Endospermzellen ausgefüllt. So bei Ceratophyllum demersum, Pistia Stratiotes, und (unter Freilassung des unteren, zellenleer bleibenden Theiles des Sackes) bei Arum maculatum, italicum, orientale[2]).

Die Bildung von Endospermzellen in nur einem Theile des Embryosackes, das Leerbleiben des übrigen Theiles desselben vom endospermatischen Gewebe ist eine nicht seltene Erscheinung. Nur die obere Hälfte des Sackes wird vom Endosperm ausgefüllt bei sehr vielen Aroïdeen (Arum, Calla, minder regelmässig Pothos), bei Veltheimia viridiflora, bei den Nymphaeaceen. — Nicht alles Endosperm entsteht durch freie Zellbildung. Bei den Loranthaceen, Santalaceen, Aristolochieen, Asarineen, Cytineen, Balanophoreen, Personaten, Labiaten, Verbenaceen, Globularieen, Selagineen, Hydrophylleen, Plantagineen, Ericaceen, Epacrideen, Pyrolaceen, Monotropeen, Droseraceen, Campanulaceen, Loaseen und Bartonieen entsteht das Gewebe des Endosperms durch wiederholte Scheidewandbildung innerhalb des von den Keimbläschen (und deren etwaigen Antipoden) nicht eingenommenen Raumes des Embryosackes[3]).

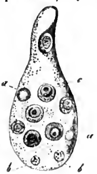


Fig. 30.

In der nämlichen Weise, wie das Endosperm der Mehrzahl der bedecktsamigen Phanerogamen, bildet sich der Eyweisskörper der Gymnospermen, insbesondere der Coniferen. Bald nachdem das nackte Eychen durch Entfaltung der es umgebenden Hüllen dem Blüthenstaube unmittelbar zugänglich geworden ist, verschwindet der primäre Kern des Embryosacks, es treten im protoplasmatischen Wandbelege des Sackes secundäre Kerne in Mehrzahl auf, um jeden dieser Kerne bildet sich eine freie Zelle. Bei den Abietineen und bei den Cupressineen treten diese Vorgänge nach sehr geringer Grössenzunahme des Embryosackes ein. Die Zahl der frei gebildeten Zellen des Eyweisskörpers ist eine niedrige. Gleichwohl füllen sie sehr frühe schon, bei Beginn ihres Wachsthumes, den Embryosack völlig aus.

Fig. 30. Embryosack von Taxus baccata, nach Beginn der Bildung von Zellen des Eyweisskörpers frei präparirt. *a*. Zellenkerne ohne, *b*. solche mit Kernkörperchen. *c*. junge Zellen.

1) Hofmeister, Enst. d. Embryo, 24, 48: Abh. Sächs. Ges. d. W. 7, p. 703.
2) Derselbe, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 704. 3) Derselbe, Abh. S. Ges. d. W. 6, p. 535.

Digitized by Google

Die fernere Vermehrung der Zellenzahl des Eyweisskörpers erfolgt zunächst nur durch Scheidewandbildung. Der Embryosack von Taxus wächst beträchtlich, bevor die secundären freien Zellenkerne in ihm sich bilden; und diese Kerne entstehen successiv, zunächst in Zweizahl auftretend, allmälig bis zu etwa Dreissig sich mehrend, bevor die Bildung einer freien Zelle um jeden derselben anhebt (Fig. 30). Aber auch hier füllen die der Wand des Sackes angelagerten Zellen den Raum des Sackes durch radiales Wachsthum völlig aus, in der Achse desselben sich vereinigend[1]. Diese Zellenbildung erfolgt, soweit die sichere Beobachtung reicht, bei den einheimischen Arten von Pinus, Juniperus und Taxus nur in den Embryosäcken solcher Eychen, auf deren Kernwarze Pollenkörner gelangten. Bei Ephedra altissima, Cycas revoluta, Zamia pumila, Encephalartos caffer und bei Ceratozamia findet sie auch bei weiblichen Pflanzen statt, die von männlichen völlig getrennt vegetiren. Und auch bei Pinus canadensis und Juniperus nana var sibirica ist die Bildung des Eyweisskörpers in Eychen beobachtet worden, zu denen keine Pollenkörner der nämlichen Art gelangt waren.

Die Arten von Pinus und von Juniperus mit zweijähriger Samenreife zeigen im weiteren Laufe der Entwickelung des Eyweisskörpers einen zweiten Eintritt der freien Zellbildung. Die Wände des wenigzelligen Gewebes, welches der Embryosack zeitig ausfüllt, werden gegen das Ende der ersten Vegetationsperiode sehr beträchtlich verdickt. Bei Eintritt des nächsten Frühjahrs werden diese verdickten Zellwände verflüssigt. Gleichzeitig beginnt ein sehr intensives Wachsthum der Embryosackhaut. In dem rasch sich erweiternden Raume des Sackes schwimmen die protoplasmatischen Inhaltsmassen der Zellen des vorjährigen Eyweisskörpers als nackte Primordialzellen. In ihnen hebt sofort die Bildung freier Tochterzellen an; in derselben Weise, wie in jungen, freien Endospermzellen. Wie in diesen wird auch hier die Vierzahl der Tochterzellen kaum je überschritten. Nach Bildung von Tochterzellen zerfliesst die Hautschicht der primordialen Mutterzelle; die Tochterzellen werden frei, und bilden neue Tochterzellen in ihrem Innern. Diese Zellenvermehrung ist äusserst lebhaft; aber noch rascher als die Zunahme der Zahl und Masse der Zellen ist das Wachsthum des Embryosackes. Geraume Zeit bleiben die primordialen Zellen frei in seiner wässerigen Inhaltsflüssigkeit schwimmen; bei den Kiefern etwa den Monat April hindurch. Dann lagert sich der Innenfläche des Sackes eine Schicht Zellen an, die durch gegenseitigen Druck polyëdrisch werden und radial sich strecken. Auf diese Schicht lagert sich eine zweite, dann eine dritte, und damit ist der Sack wieder von geschlossenem, strahlig geordneten Gewebe ausgefüllt, das fortan an Masse und Zellenzahl noch beträchtlich zunimmt, seine Zellen aber nur durch Scheidewandbildung vermehrt[2].

Bestimmte Zellen der Scheitelregion des Eyweisskörpers der Gymnospermen erlangen eine sehr beträchtliche relative Grösse. Sie sind die sogenannten Corpuscula oder secundären Embryosäcke. In ihnen entstehen die Keimbläschen, ebenfalls durch freie Zellbildung aus nur einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der Zellen. Bis zur Erlangung der vollen Grösse enthalten die Corpuscula der Coniferen nur einen dünnen Wandbeleg aus Protoplasma, welchem der Kern der grossen Zelle eingelagert ist. Nach Vollendung des Wachsthums der

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 127, Tf. 27, 30. 2) Derselbe, vergl. Unters., p. 128.

Corpuscula nimmt ihr Gehalt an Protoplasma rasch zu. Der Wandbeleg wird schnell um Vieles dicker, die Vacuole immer kleiner. Sie wird bei den Abietineen und bei Taxus sehr bald, bei den Cupressineen etwas später in eine grössere Anzahl kleiner kugeliger Vacuolen zerklüftet, die endlich völlig verschwinden. In den Platten und Massen von Protoplasma, welche die einzelnen Vacuolen umgeben und von einander trennen, treten nach Verflüssigung des primären Kerns des Corpusculum secundäre Zellkerne in Anzahl auf: in mässiger, bis etwa 8, bei Taxus; in grösserer bei den Cupressineen, in sehr grosser, bis zu mehreren Hunderten, bei Abietineen. Um jeden solchen Kern ballt sich eine Masse dichteren Protoplasmas zu einer primordialen Zelle, einem Keimbläschen, nach deren Anlegung die noch vorhandenen Vacuolen rasch aufgezehrt werden. Die Keimbläschen schwimmen jetzt theils frei in gleichartig feinkörnigem Protoplasma, theils sind sie der Wand des Corpusculum, insbesondere der Scheitelwölbung desselben angeschmiegt. Bei den Kiefern erfolgt in vielen Keimbläschen noch vor der, durch die Ankunft des Pollenschlauchendes in dem oberen Ende des Corpusculum vermittelten Befruchtung, die Bildung freier Tochterzellen, die allmälig wachsend die Mutterzelle ausfüllen. — Nach Anlangen des Pollenschlauchendes am Corpusculum nimmt eines der Keimbläschen an Grösse beträchtlich zu, wandert nach der unteren Wölbung des Corpusculum, beginnt eine Zellvermehrung durch Scheidewandbildung nach bestimmter Regel, presst sich dem unteren Ende des Corpusculum fest ein, erhält feste elastische Zellwände und wird so zur Anlage des Embryo[1]).

Das, morphologisch dem Eyweisskörper der Gymnospermen gleichwerthige, weibliche Prothallium der Lycopodiaceє Isoëtes entsteht ebenfalls durch freie Zellbildung im Innenraume der, aus einer grossen Zelle bestehenden Makrospore. Wird die äussere Haut einer in der Anlegung des Prothallium begriffenen Spore durch Einbringen in gesättigte Glycerinlösung durchscheinend gemacht, so erkennt man der Innenwand der Spore angelagerte, abgeplattete sphäroïdische Anhäufungen körnigen Protoplasmas, welche bei Quetschung der Spore zu formlosem Brei zusammenfliessen: freie Primordialzellen, die ersten Zellen des Prothallium. Wenig später ist der ganze kugelige Innenraum der Spore von polyëdrischen Zellen ausgefüllt, die nun feste Membranen besitzen und ein geschlossenes Zellgewebe darstellen[2]). Die Bildung des archegonientragenden Prothallium von Selaginella erfolgt wahrscheinlich durchaus in der nämlichen Weise. Zuverlässig entstehen bei S. hortorum Mett. die relativ grossen Zellen desselben, welche um die Zeit der Embryobildung den weiten unteren Raum der Spore ausfüllen, durch freie Zellbildung[3]).

In den Centralzellen der Archegonien der Gefässkryptogamen und Muscineen bilden sich die Keimbläschen, indem neben dem primären Kern der Centralzelle, bei den Gefässkryptogamen über, bei den Muscineen meist unter demselben, ein secundärer Zellenkern frei in dem Protoplasma auftritt, welches die Centralzelle ausfüllt, oder als Wandbeleg eine Vacuole einschliesst. Eine Portion dichteren Protoplasmas ballt sich um diesen Kern zu einer Primordialzelle, welche der Wand der Centralzelle sich anschmiegt oder frei in ihrem Raume schwebt.

1) Hofmeister, vergl. Unters. 130; derselbe in Pringsheims Jahrb., 1, 167.
2) Derselbe, Abh. Sachs. G. d. W. 4, p. 126. 3) Derselbe, vergl. Unters. p. 123.

Weiterhin verschwindet der primäre Kern der Mutterzelle, noch vor der Befruchtung, bei Muscineen sehr frühe, bei Gefässkryptogamen später[1]. Von der Einzahl der Keimbläschen der höheren Kryptogamen sind nur bei Salvinia natans Ausnahmen beobachtet; die Centralzellen einzelner Archegonien enthalten deren zwei[2].

Der Halskanal der Archegonien vieler Polypodiaceen, aller Equiseten, Rhizokarpeen und Lycopodiaceen entsteht durch Entwickelung eines intercellularen Raumes in der Commissur der vier parallelen Längsreihen von Zellen, welche den Halstheil der Archegonien zusammensetzen. Diese Entwickelung schreitet von innen nach aussen, von unten nach oben vor. Wenn das Keimbläschen genau unter der Innenöffnung des in Bildung begriffenen Kanals der Scheitelwölbung der Centralzelle angeheftet ist, so drängt sich sein oberes Ende, sich zuspitzend, eine Strecke weit in den Kanal ein: ein Fall, der bei Salvinia[3] und bei Equisetum[4] öfters vorkommt, doch ohne Regel zu sein.

Die Sporen der Flechten und Ascomyceten treten als freie primordiale Zellen in specifisch bestimmter Zahl im Protoplasma der Mutterzelle auf: bei Ascomyceten mit langgestreckten Ascis, z. B. bei Morchella, Peziza, in der Regel zu achten; bei Pertusaria leioplaca zu vieren, bei P. communis zu zweien, bei Diatrype verrucaeformis in sehr hoher Zahl. In einigen Fällen geschieht ihre Anlegung nachweislich durch Ballung von zunächst kugeligen Massen dichten Protoplasmas um freie secundäre Zellkerne, welche nach Resorption des einen primären Kerns der Mutterzelle entstehen[5]. Auch bei vielen Flechten geht dem Auftreten der, ebenfalls meist achtzähligen Sporen das Erscheinen zellenkernähnlich aussehender, sphäroïdischer Körper in der Anzahl der weiterhin entstehenden Sporen voraus: so bei Physcia ciliaris, Sphaerophoron coralloïdes[6]. Bei den Tuberaceen sind weder vor noch nach der Sporenbildung Kerne zu unterscheiden.

Der Ort der Protoplasmaanhäufung, innerhalb deren die Sporen von Ascomyceten zuerst auftreten, ist für manche der hieher gehörigen Formen noch controvers. In den lang gestreckten Sporenmutterzellen der Pezizen und Morcheln, wie in den eyförmigen der Trüffeln scheidet sich das Protoplasma früher in zweierlei Bestandtheile: eine stärker lichtbrechende, dichtere, zäher flüssige, mit Iod sich dunkler braun färbende Substanz, welche in der Zelle eine peripherische Lagerung einnimmt, und eine minder lichtbrechende, flüssigere, wasserklare oder feinkörnige (nach den Arten verschiedene) mit Iod gelbe Farbe annehmende Masse, welche von jener umschlossen, sphäroïdisch umgränzt, in der oberen Hälfte der Zelle sich befindet: bei den Pezizen dieses Ende fast vollständig ausfüllend, bei den Morcheln von einer ziemlich dicken Schicht der peripherischen Substanz umhüllt[7]. Die innere, minder lichtbrechende Substanz steht zu der peripherischen in dem Verhältniss der Intracellularflüssigkeit einer Vacuole zu dem umgebenden dichten Protoplasma, deren Unterschied allerwärts nur ein relativer ist. In beiderlei Substanzen kommt die Bildung von kleinen Vacuolen mit noch minder lichtbrechender Inhaltsflüssigkeit vor: ein Fall, der auch in der Inhaltsflüssigkeit sehr protoplasmareicher Zellen von Gefässpflanzen sich ereignet, z. B. in jungen Pollenzellen von Arum maculatum, Narcissus poeticus. — Die neuen Sporen werden bei Pezizen und Morcheln, so weit

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W., math. phys. Cl., 1854, 95 [Muscineen], Abb. ders. Ges, 4, p. 172 [Equisetum], 5, p. 605 [Polypodiaceen]. 2) Derselbe, ebd. 5, p. 667.

3) Pringsheim in dessen Jahrb., 3, Tf. 26. 4) Hofmeister, in Abh. S. G. d. W., 4, Tf. 17.

5) Nägeli in Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 45 — primärer Zellkern im Ascus von Morch. esculenta; — de Bary, Fruchtentw. der Ascomyceten, Lpz. 1863, p. 22; vollständige Entwickelungsgeschichte der Sporen verschiedener Arten von Morchella, Helvella, Peziza.

6) Tulasne in Ann. sc. nat. 3. S., Bot., 17, Tf. 15, fig. 4.

7) Tulasne, Fungi hypogaei, Paris 1851, p. 147; Hofmeister in Pringsheims Jahrb. 2, p. 378; de Bary, Entw. der Ascomyceten. Lpz. 1863, p. 17.

die Beobachtung reicht immer, in dem inneren Hohlraume zuerst sichtbar. Bei den Trüffeln sind die Fälle nicht selten, in welchen unzweifelhafte junge Sporen dem Wandbelege eingeschlossen erscheinen[1]). Ich habe aus dieser Thatsache den Schluss gezogen, dass auch hier, wie in allen bei Gefässpflanzen vollständig beobachteten Fällen, die Bildung freier Tochterzellen in und aus dem dichtesten, als Wandbeleg erscheinenden Theile des plastischen Zelleninhalts erfolgt; dass sie erst später in den Vacuolenraum treten. In Bezug auf die Pezizen und Morcheln bleibt die Möglichkeit unbestreitbar, dass die neu gebildeten Sporen, so lange sie in der dichteren Substanz des Wandbelegs sich befinden, von diesem im Lichtbrechungsvermögen so wenig differiren, dass sie unkenntlich bleiben. De Bary dagegen[2]) nimmt an, dass die Bildung der Sporen in dem von minder lichtbrechender Substanz erfüllten Hohlraume vor sich gehe. Nur den mit Iod lichtgelb sich färbenden Inhalt dieses Hohlraums erkennt er als ächtes Protoplasma an. Den dichteren Wandbeleg unterscheidet er als eigenthümliche Bildung, die er Epiplasma benennt. Die Fälle, in welche bei Tuber im Wandbeleg des Ascus sehr junge Sporen sich finden, erklärt er für abnorme. — Kein Zweifel, dass bei den Pezizen der Augenschein sehr zu Gunsten der de Bary'schen Auffassungen spricht. Die Einlagerung junger Sporen in den Wandbeleg der Asci von Tuber aestivum ist aber eine viel zu häufige Erscheinung, als dass ich sie für eine Abnormität halten möchte. Und bei Elaphomyces granulatus findet, nach de Bary's eigner Angabe und Abbildung[3]), mit denen von mir selbst im Sommer 1862 gemachte Beobachtungen völlig übereinstimmen, die Anlegung der Sporen unzweifelhaft im Wandbelege aus dichtestem Inhalt der Zelle statt; ebenso nach Tulasne's Abbildungen bei Terfezia Leonis[4]).

Ihre eigenthümliche, ellipsoïdische oder nieren- oder spindelförmige Gestalt erhalten die Sporen von Flechten und Ascomyceten erst geraume Zeit nach ihrem ersten Auftreten[5]). — Das zur Zeit ihres Sichtbarwerdens ausserhalb ihrer vorhandene Protoplasma der Mutterzelle wird zu ihrer Ausbildung rasch verbraucht: vollständig bei den grösseren Flechten, den Tuberaceen, vielen Sphäriaceen; bis auf einen dünnen Wandbeleg bei manchen holzbewohnenden Sphäriaceen und bei Protomyces. Bei dem letztgenannten Pilze erfolgt die Bildung der Sporen erst nach Abtrennung des Sporangium = Ascus von der Mutterpflanze. Der Inhalt des Ascus bildet sich zu feinkörnigem Protoplasma um, welches zu einem Beleg der Innenfläche der Wand sich ordnet. In diesem Beleg bilden sich die Sporen in Unzahl als sehr kleine, zunächst sphärische, später stäbchenförmig werdende Zellen. Sie häufen sich in der Scheitelwölbung des Ascus. Zu ihnen hin strömt sichtlich das nicht in ihrer Bildung eingetretene Protoplasma der Mutterzelle, um zum Wachsthum der Sporen verbraucht zu werden — mit Ausnahme eines dünnen Wandbelegs, der im aufplatzenden, die Sporen ausstossenden Ascus noch vorhanden ist[6]).

Seit beinahe zwei Jahrhunderten ist der zellige Bau der Pflanzen erkannt[7]). Die Frage nach der Entstehung der Zellen beantwortete man bis ins dritte Jahrzehend des laufenden Jahrhunderts nur mit Muthmaassungen. Ihre thatsächliche Entscheidung wurde zuerst durch Mirbel 1831 in Angriff genommen[8]); nicht mit

1) Hofmeister a. a. O. 2) a. a. O.

3) a. a. O. 31, Tf. 1, f. 27—29. 4) Fungi hypogaei Tf. 15, f. V 7.

5) Die ausnehmend langgezogenen, fadenförmigen Sporen der Claviceps purpurea (vgl. Tulasne in Ann. sc. nat. 3. S. 20, Tf. 3, f. 12) sind in den jüngsten Ascis, in welchen sie überhaupt vom übrigen Zelleninhalt sich unterscheiden lassen, nur etwa $^1/_4$ so lang, aber eben so dick wie in reifen.

6) De Bary, Beitr. z. Morphol. d. Pilze, aus Abh. Senkenb. Gesellsch. 5, p. 8.

7) Malpighi, Anatome plantarum, Lond. 1675; — Grew, Anatomy of plants, ebend. 1682; vorläufige Veröffentlich. 8—10 Jahre früher.

8) Recherches sur la Marchantia polym. in Mém. Ac. sc., 13, p. 337.

Digitized by Google

Glück, indem er zu dem Schlusse gelangte, dass sowohl auf der Aussenseite von, als zwischen und auch in vorhandenen Zellen neue Zellen sich bilden. Indess geben Mirbels eigene thatsächliche Darlegungen keinen Anhalt für die ersteren der beiden Annahmen, und es ist nichts gewisser, als dass er eben nur die Bildung von Zellen in Zellen wirklich beobachtete. — Der feste Grund für die Lehre von der Zellenbildung wurde von dem nämlichen Forscher gelegt, welchem sie den besten Theil ihres späteren Ausbaues verdankt: durch H. v. Mohl[1]), welcher vor dreissig Jahren zeigte, dass nicht nur bei Bildung reproductiver Zellen — wie bereits Mirbel an Sporen- und Pollenkörnern erkannt hatte — sondern auch bei dem vegetativen Wachsthum der Fadenalgen die Zahl der Zellen durch Fächerung des Innenraumes vorhandener Zellen sich mehrt, und dass bei dieser Scheidewandbildung auch in den Zellen der Cladophoren die neue Wand als Ringleiste auftritt, die allmälig nach Innen wächst — eine Thatsache, welche die Möglichkeit der Vorstellung ausschliesst, dass die Tochterzellen in der Mutterzelle als kleine Bläschen auftreten, allmälig wachsen und endlich die Mutterzelle nach Aufnahme oder Umbildung sämmtlichen geformten Inhalts derselben ausfüllen, sich an der Berührungsfläche abplatten und so die Scheidewand darstellen könnten. Wenige Jahre später entdeckte Schleiden die freie Zellbildung (bei der Entwickelung des Endosperms von Leguminosen[2]). Er versuchte sofort die Ansicht durchzuführen, dass diese Form der Zellenbildung die im Pflanzenreiche allgemein vorkommende sei, und fand dabei unter jüngeren Forschern vielfältige Zustimmung. Ein Jahrzehend lang dauerte die lebhafte Discussion der Frage, ob die vegetative Zellvermehrung durch Bildung freier Tochterzellen, oder ob sie durch Fächerung, durch Scheidewandbildung erfolge. Unter den Vertretern der berechtigten letzteren Auffassung stand Unger in vorderster Reihe[3]). Bald wurde ein wesentlich neuer Gesichtspunkt durch die Ermittelung der Thatsache gewonnen, dass der protoplasmatische Zelleninhalt sich selbstständig zu bestimmt umgränzten Massen zu gestalten vermöge, an deren Aussenflächen erst weiterhin feste Zellmembranen auftreten, eine Thatsache, welche gleichzeitig durch v. Mohl[4]) und durch Nägeli[5]) in die Wissenschaft eingeführt wurde. Von da an klärten die Anschauungen sich rasch. Frühere Vertheidiger der Schleiden'schen Ansicht erkannten an, dass die Zellbildung aus einem Theile des bildungsfähigen Inhalts auf eine relativ kleine Zahl von Fällen der Entwickelung von Fortpflanzungszellen beschränkt sei[6]), der Entdecker der freien Zellbildung pflichtete schliesslich dem bei[7]), und seitdem besteht Uebereinstimmung unter den Männern vom Fache über die Grundthatsachen der Zellenbildung, wie sie im Vorstehenden entwickelt sind: eine Uebereinstimmung, die in einer Abhandlung A. Braun's[8]) besonders schlagenden Ausdruck fand.

1) Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung, Tübingen 1835.

2) Schleiden, Beitr. zur Phytogenesis, Müllers Archiv 1838, p. 137.

3) Siehe namentlich seine Abhandlung: über das Wachsthum der Internodien, von anatomischer Seite betrachtet in Bot. Zeit. 1844, p. 489.

4) v. Mohl, einige Beobachtungen üb. den Bau der vegetabil. Zelle in Bot. Zeit. 1844, p. 273.

5) Nägeli, Zellkerne, Zellbildung und Zellenwachsthum in Zeitschr. f. w. Bot. 1, 1844, p. 34.

6) Nägeli, Ztschr. f. wiss. Bot. 3. 4. 1846, p. 50.

7) Schleiden, Grundzüge. 3. Aufl. 1. Th.

8) A. Braun, Beob. üb. die Ersch. der Verjüngung in der Natur, Freiburg 1850 (mit neuem Titel ausgegeben, Leipzig 1851), p. 129 ff.

Digitized by Google

Neben dieser methodischen Entwickelung unserer Kenntniss des Vorganges der Zellvermehrung laufen zwei Versuche, den Thatsachen eine andere Deutung abzugewinnen. Die eine dieser Auffassungen, die von Hartig, unterscheidet sich nach der letzten der zahlreichen und tiefgreifenden Modificationen[1]), welche der thätige Urheber ihr hat angedeihen lassen, von der geläufigen Anschauung mehr durch abweichende Terminologie als im Wesen. Hartig nennt den protoplasmatischen Wandbeleg Vacuolen enthaltender Zellen Ptychodeschlauch[2]). Er stellt sich diesen vor als aus zwei ineinandergeschachtelten Membranen (= unseren Hautschichten) bestehend, zwischen denen der Ptychodesaft (= Protoplasma) sich kreisend bewege. Die Zellenvermehrung beruhe auf durchaus selbstständiger Abschnürung des Ptychodeschlauchs zu Tochterzellen. — Aus dem Inhalte des Ptychodeschlauches und diesem selbst lässt Hartig »die Ablagerungsschichten des Astathebandes entstehen, die starre Zellhaut constituirend, beiderseits bleibend begränzt durch die mit der Ablagerungsschicht verwachsenden Ptychodehäute (Ptychode und Ptychoïde). Schon vor der Umwandlung des ersten Ptychodeschlauchs und dessen Inhalts zur Zellwand entsteht ein neuer zweihäutiger Schlauch im Innern des älteren, die Functionen desselben übernehmend und fortführend. Dieser Vorgang wiederholt sich regelmässig zweimal, oft mehremale.« Aber dieser Vorgang existirt nicht in der Natur. Nirgends können zwei ineinander geschachtelte »Ptychodeschläuche« beobachtet werden. Was Hartig[3]) als solche an Algen u. s. w. abbildet und deutet, findet in dem zuvor Erörterten seine andere, einfachere, und mit der Gesammtheit der Erscheinungen übereinstimmende Erklärung. Die weitere Discussion der Hartig'schen Darstellung von Entstehung und Wachsthum der Zellhaut verliert mit der Constatirung dieses Factum jede Bedeutung. Eine zweite, von Karsten[4]) aufgestellte Hypothese geht von der gleichzeitig von v. Mohl gemachten Beobachtung aus, dass der protoplasmatische Wandbeleg lebender Zellen bei Anwendung wasserentziehender Mittel in Form eines geschlossenen Schlauches von der Zellhaut sich zurückzieht und frei im Zellraume schwebt. Dies Gebilde betrachtet Karsten als Tochterzelle nächsten Grades, den etwa vorhandenen Zellkern als zweitnächste Tochterzelle, Kernkörperchen des Zellkerns als solche drittnächsten Grades, und stellt sich vor, dass Tochterzellen als sehr kleine Bläschen im Innern der Mutterzelle entstehen, an Grösse allmälig wachsen, und entweder wieder vergehen, oder zur Bildung von Tüpfelhöfen u. dgl. m. verwendet werden, oder endlich zu zweien oder mehreren die Mutterzelle ganz ausfüllen, dauernd fortexistirende Tochterzellen darstellend. Diese Vorstellung ist völlig unvereinbar mit der Thatsache, dass die Anordnung des Zelleninhalts bei der Zelltheilung nicht wesentlich gestört wird. Es genügt, nach Mitscherlichs Vorgange die fortschreitende Scheidewandbildung einer lebenden Cladophorenzelle unter dem Mikroskope zu verfolgen, es genügt die Ver-

1) Hartig in Bot. Zeit. 1855, p. 394.

2) Hartig brauchte den Ausdruck Ptychode früher als v. Mohl die Bezeichnung Primordialschlauch; und es würde der Hartig'schen Bezeichnung die Priorität gebühren, wenn er nicht ursprünglich sie auf die innerste Lamelle der festen starren Zellmembran der Holzzellen von Coniferen und Laubbäumen angewendet hätte. Vergl. Hartig, Beitr. z. Entwickelungsgeschichte, Berlin 1843, p. 16.

3) a. a. O. Tf. 4.

4) Karsten, De cella vitali, Berlin, 8⁰. — ohne Jahrzahl, doch vor 1844 erschienen. Mitgetheilt, und vielfach weiter ausgeführt in des Vfs. gesammelten Schriften, Berlin 1865, 4⁰.

mehrungsweise der Zellen einer Spirogyra zu betrachten, um die Karsten'sche Hypothese abzuweisen. Sie hat auch nur einen erklärten Anhänger gefunden, und die von diesem beigebrachten Argumente sind nicht danach angethane, weitere Zustimmung zu gewinnen[1]).

§ 18.

Verhältniss der Zellenbildung zum Wachsthum der Pflanzen und Pflanzenorgane.

So verschiedenartig die Verhältnisse auch sind, welche zwischen Bildungsweise, Form und Anordnung neu entstehender Zellen und der Gesammtgestaltung der Pflanzen obwalten — sie lassen sich alle unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt bringen. Im lebenden Protoplasma wirken zwei verschiedene Vorgänge nach weit auseinandergehenden Richtungen hin: einestheils das Streben zur Veränderung von Gestalt und Ort, die eigenartige Beweglichkeit des Protoplasma, und anderntheils das Streben zur Tropfenbildung, zur Annahme der Kugelform, welches das Protoplasma mit allen flüssigen und halbflüssigen Körpern theilt. Wo der erstere dieser Vorgänge zu hoher Energie gesteigert ist, da schliesst er den zweiten aus. Lebhaft bewegtes Protoplasma ballt sich nicht zu neuen Primordialzellen. Auch bei grosser und andauernder Beweglichkeit des Protoplasma ist das Ergebniss seiner Thätigkeit ein sehr verschiedenes, je nachdem während seiner Ortsveränderung ein Theil der Hautschicht in den Zustand fester, elastischer Membran übergeht oder nicht. Im ersteren Falle werden dauernde Gebilde erzeugt: Hohlräume, umgeben von einer Wand aus festem Stoffe, welche bleibend die Bahnen bezeichnen, in denen das Protoplasma sich bewegte. Im zweiten Falle geht fort und fort die ganze Substanz des Protoplasma in die Ortsveränderung ein; die ganze Masse wandert. Die Plasmodien der Myxomyceten zeigen beiderlei Verhalten successiv, und durch allmälige Uebergänge vermittelt im Laufe der normalen Entwickelung. Auf der höchsten Stufe der Beweglichkeit ist die Hautschicht kaum geschieden von der Substanz des Inneren; und wenn ein Theil eines solchen Plasmodium seinen Ort ändert, da bleibt keine Spur von ihm an der bisherigen Stätte zurück. Wird die Beweglichkeit geringer, so verändert die innere Masse rascher den Ort, als die Hautschicht. Diese bleibt an dem früheren Lagerungsort eine Zeit lang als zusammensinkende schlauchartige oder röhrenförmige Bildung zurück; langsam wird ihre Substanz in die Hauptmasse des Plasmodium eingezogen. Nimmt die Beweglichkeit noch weiter ab, wie beim Herannahen der Bildung der Fruchtkörper, dann geht die von der leichtflüssigeren körnigen Masse entleerte Schicht peripherischer Substanz in ihren äusseren Lamellen in den unlöslichen Zustand über; langgestreckte Röhren aus festem elastischen Membranstoffe verlaufen von dem noch flüssig gebliebenen Theile des Plasmodium aus in den Richtungen der früheren Wandung desselben (S. 22).

Von dieser letzten Stufe der Entwickelung beweglicher Plasmodien unterscheidet sich kaum noch die Vegetation solcher einzelliger Pflanzen, bei deren

1) Jessen über die Bildung der Zellen bei einigen Algen, in Bot. Zeit. 1849, p. 497.

Wachsthum eine Richtung vor den übrigen weit bevorzugt ist, wie beispielsweise die Siphoneen und Saprolegnieen. Die Verschiedenheit besteht lediglich darin, dass im ganzen Umfange des wandernden Protoplasma feste Membran in stetigem Fortschreiten ausgebildet wird. Während des Wachsthums der Fäden von Vaucheria oder Saprolegnia rückt das Protoplasma unausgesetzt vorwärts, wenn auch langsamer, als bei sich verlängernden Plasmodienästen. Die Form des Mantels eines sehr schlanken Paraboloïds einhaltend, ist es auch am Vorderende von einer Membran umhüllt. Diese nimmt durch Einlagerung neuer Theile an Ausdehnung zu. Sie verlängert sich fort und fort zu einer cylindrischen Röhre, innerhalb deren die Wanderung des Protoplasma vorschreitet; sehr allmälig zwar, aber doch endlich die älteren Theile der Röhre völlig verlassend. Verästelung entsteht, wie bei der Zweigbildung an Plasmodien, dadurch, dass Theile des im wachsenden Vorderende angehäuften Protoplasma stellenweise neue Wegrichtungen einschlagen, dabei vom ersten Heraustreten aus der bisherigen Wachsthumsrichtung in derselben Weise von einer festen Membran umhüllt, wie die Scheitelregion des Protoplasma im Vorderende des ursprünglichen Fadens.

Derselbe Gedankengang findet seine Anwendung auf alle Fälle des Wachsthums von Zellen, welches einer Neubildung von Zellen vorausgeht. Eine Anhäufung von Protoplasma bildet sich an einer bestimmten Stelle der Zelle, bevor eine Flächenzunahme ihrer Membran nach einer bestimmten Richtung, und eine Sonderung ihres protoplasmatischen Inhalts in mehrere Primordialzellen eintritt. Pflanzen einfachster Organisation, die nicht, wie die Siphoneen, differenzirte Organe verschiedener Function besitzen, die aus gleichartigen Zellen bestehen, aus Zellen, die in wenig verwickelter Weise nach nur zweien Richtungen oder selbst nur nach einer Richtung des Raumes wachsen, zeigen in scharfer Ausprägung die zwei bei dieser Wanderung möglichen Fälle, dass das Ziel des Fortrückens des Protoplasma entweder eine mittlere Zone der Zelle, oder eine Endfläche derselben ist. Bei den Conjugaten bewegt sich das Protoplasma von jeder Endfläche der Zelle zu einer durch deren Mitte senkrecht auf die Zellmasse gelegten Ebene. In der Durchschnittslinie dieser Ebene mit der Zellhaut wird der Zellmembran ein neues zunächst schmales, ringförmiges Stück eingeschaltet, ein intercalares Wachsthum durch Intussusception findet nur hier, nur innerhalb einer im Beginn des Wachsthums unmessbar schmalen Zone der Membran statt. In dieser neu gebildeten Zone der Zelle tritt protoplasmatischer Inhalt, von den alten Hälften her wandernd. Und in der Mittellinie derselben Zone erfolgt die Ein- und Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu neuen Primordialzellen, tritt die Scheidewand auf, welche den Raum der Mutterzelle in zwei Tochterzellen theilt. Während und nach der Bildung dieser Scheidewand dauert die Wanderung des Protoplasma aus jeder Zellenhälfte nach ihr hin, dauert das intercalare Flächenwachsthum der Zellhaut jederseits neben der Ansatzstelle der Scheidewand an die Innenfläche, oder der in zwei Lamellen sich spaltenden Scheidewand allein, bis zur Erreichung des definitiven Volumens der Zelle fort. Am augenfälligsten ist der Vorgang bei den im Aequator der Zelle tief eingeschnürten Desmidieen Micrasterias, Euastrum, Staurastrum, Xanthidium. Bei herannahender Zellenvermehrung verlängert sich beträchtlich der sehr enge, bis dahin sehr kurze Verbindungskanal zwischen den beiden erweiterten Hälften der Zelle. Erst nach dieser Verlängerung bildet sich in seiner Mittellinie die auf

Digitized by Google

seiner Innenfläche senkrechte Wand, welche die Zelle in zwei Hälften theilt. Dann reissen die äussern Schichten der alten Zellhaut genau über der Ansatzstelle der Scheidewand, und es quellen aus dem Risse kurze Stücke der inneren, den alten nicht anhaftenden Schichten blasenähnlich hervor, die alten Hälften der Zellwand von einander entfernend. In die neu hervorgetretenen Anschwellungen tritt zunächst nur farbloses Protoplasma aus jeder der alten Zellhälften ein; weiterhin auch Chlorophyll. Jede der neuen Ausstülpungen erlangt allmälig Umfang und Gestalt einer der alten Zellenhälften[1]). — Bei den Oedogonien wandert das Protoplasma stetig nach der einen (vordern) Endfläche der cylindrischen Zelle. Erst nach Beendigung dieser Wanderung erfolgt hier die Zerklüftung des Zelleninhalts in zwei Primordialzellen von sehr ungleichem Volumen, deren obere aber sichtlich innerhalb eines gleichen Raumtheils eine grössere Masse dichten Protoplasmas enthält, als die untere. Die Trennungsfläche der beiden Primordialzellen steht auch hier senkrecht auf der Richtung der Wanderung des Protoplasma.

Bei den Pflanzen zusammengesetzteren Baues ist die nach bestimmter Volumenzunahme eintretende Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts der entwickelungsfähigen Zellen gepaart mit den, bei den Myxomyceten und Siphoneen hervortretenden Erscheinungen des Auftretens neuer, von der bisherigen divergirenden Richtungen der bevorzugten Zunahme des Volumens (der Bildung von Verzweigungen) — und der Wanderung des Protoplasma nach den peripherischen Theilen des Pflanzenkörpers. In übersichtlicher Weise zeigen sich diese Verhältnisse an den Algen, welche aus regelmässig verzweigten Zellreihen bestehen, wie z. B. die Cladophoren. Wachsthum und Zellvermehrung der Fäden sind hier in der Regel auf die vorderen Endglieder der Fäden beschränkt. Diese Endglieder sind vorzugsweise reich an Protoplasma; ältere Gliederzellen enthalten dessen sichtlich weniger, abgesehen von den Fällen der Anhäufung von Reservenahrung, in deren Folge alte Zellen als Fortpflanzungszellen functioniren. Hat die Endzelle oder die ihr nächste Gliederzelle ein bestimmtes Maass der Längsentwickelung erreicht, so erfolgt die Abschnürung ihres protoplasmatischen Inhalts zu zwei Hälften, deren Trennungsfläche auf der Richtung des vorausgegangenen Wachsthums senkrecht steht. Wird ein Seitenast gebildet, so entsteht unter der vorderen Endfläche einer Gliederzelle eine seitliche Auftreibung der Membran, welche sich zu einer paraboloïdisch-cylindrischen Ausstülpung verlängert. Diese Ausstülpung divergirt von der Achse ihrer Trägerzelle bei gewissen Arten, wie Cl. glomerata in einem sehr spitzen, bei anderen wie Cl. fracta in einem minder spitzen, fast rechten Winkel. Nachdem die Ausstülpung eine bestimmte Länge erreichte, schnürt ihr protoplasmatischer Inhalt von dem der Trägerzelle sich ab; zwischen beiden entsteht eine Scheidewand, die zur Achse der Trägerzelle geneigt ist, und deren obere Kante meistens die obere Endfläche der Trägerzelle schneidet. Die Neigung dieser Scheidewand ist abhängig von dem Divergenzwinkel der Ausstülpung und der Trägerzelle. Die Wand steht senkrecht auf der Achse der Ausstülpung; sie ist zur Achse der Trägerzelle stark geneigt, wenn die Ausstülpung mit dieser einen spitzeren Winkel bildet, und umgekehrt. So zeigt sich hier noch schärfer als in den zuvor erwähnten Fällen

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 31.

Digitized by Google

die Regel, dass die bei der vegetativen Zelltheilung eintretende Abschnürung des Zelleninhalts in einer Ebene vor sich geht, welche zu der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Zellenwachsthums senkrecht ist.

Noch entschiedener zeigt sich die Wanderung des zellenbildungsfähigen Protoplasma bei vielzelligen Pflanzen zusammengesetzteren Baues. Bei allen complicirter organisirten Algen, wie z. B. bei Florideen, Fucaceen, Characeen, — bei allen Muscineen und Gefässpflanzen ohne Ausnahme ist das von Zellvermehrung begleitete Wachsthum auf bestimmte Orte des Organismus beschränkt, welche stetig den Ort verändern, indem die älteren Theile der neu gebildeten Gewebe ihren Gehalt an Protoplasma verlieren, während dieses sich in den jüngsten, in intensivstem Wachsthum begriffenen Zellen häuft. Diese Stellen des Wachsthums und der Zellvermehrung führen den Namen der Vegetationspunkte oder Vegetationsflächen[1]; das Gewebe, aus welchem sie bestehen, wird bezeichnet als Cambium im weitesten Sinne[2] oder als Urparenchym[3] oder Meristem[4]. Es ist ein gemeinsamer Zug der Zellen der Vegetationspunkte, dass sie zart- und weichwandig, und im Vergleich mit den Zellen ausgebildeter Organe desselben Gewächses klein sind; dass in ihnen keine der drei Dimensionen des Raumes erheblich überwiegt. Beträchtliche Bevorzugung der einen Entwickelungsrichtung vor anderen tritt in den Zellen des Meristems erst bei ihrem Uebergang in Dauergewebe ein, bei der letzten Ausdehnung ihrer Häute in Richtung der Fläche, während deren ihr Gehalt an zellenbildungsfähigem Protoplasma, zunächst wenigstens, sich sehr verringert. Die Ortsveränderung der Vegetationspunkte, die Wanderung des in den Zellen des Meristems eingeschlossenen Protoplasma hält in ähnlicher Weise bestimmte Richtungen ein, wie die Gestaltänderung beweglicher Plasmodien, wie das Wachsthum von Vaucherien. Die Räume, welche das von zellbildungsfähigem Protoplasma erfüllte Meristem in successiven Zeitabschnitten einnimmt, können in den complicirteren Fällen vorgestellt werden unter der Form einer Reihenfolge von Segmenten der Mäntel einander ähnlicher Körper von doppelt gekrümmten Flächen, welche um eine gemeinsame Achse geordnet sind. Haben diese Räume die Form von Abschnitten eines Kugelmantels oder eines Paraboloïdmantels, so ist der Querschnitt des aus der Entwickelung des Vegetationspunktes hervorgehenden Organs ein Kreis, vergleichbar dem Faden einer Vaucheria: so bei den meisten Stammorganen von Gefässpflanzen. Ist die Gestalt des Hohlkörpers stark von den Seiten zusammengedrückt, so entwickelt sich das Organ vorwiegend in Richtung einer Ebene, vergleichbar dem Plasmodium eines Myxomyces oder den Zellen einer Valonia: so bei den meisten Blättern. — Tritt innerhalb eines Vegetationspunktes neben der bisher bestandenen Wanderungsrichtung des Protoplasma eine neue ein, oder werden an Stelle der bisher eingehaltenen zwei oder mehrere neue eingeschlagen, so treten secundäre Vegetationspunkte aus dem primären hervor, es erfolgt Verzweigung im weitesten Sinne (welcher die Blatt- und selbst die Haarbildung einschliesst). Bei vielzelligen Gewächsen einfacheren Baues (Algen, Muscineen) kommen nur primäre und secundäre Vegetationspunkte vor. Wachsthum und

1) Casp. Fr. Wolf, theoria generat. Halle 1759, § 43.
2) Schleiden, Grundz. 1. Aufl. 1, p. 221. 3) Schacht, Pflanzenzelle, p. 165.
4) Nägeli, Beitr. z. Bot. 1, 1858, p. 2.

Zellvermehrung gehen nur in der ursprünglichen Richtung, und in den seitlichen Abzweigungen, den Aesten und Blättern vor sich, welche diesen primären Vegetationspunkten unmittelbar entstammen (abgesehen von den Fällen der Brutknospenbildung, wie sie — analog der Entstehung von Brutpflanzen aus alten Gliederzellen von Cladophora — auch bei höheren Algen und bei Muscineen durch späte Entwickelung älterer Zellen vielfach eintritt). Unter den Gefässpflanzen ist die Bildung tertiärer Vegetationspunkte eine häufige Erscheinung. Zellen oder Zellengruppen von Organen, die durch letzte Streckung von Meristemzellen bereits in Dauergewebe übergegangen sind, werden mit bildungsfähigem Protoplasma erfüllt und nehmen Eigenschaften und Functionen eines Meristems oder eines Cambiums an: vielfach bei der Bildung adventiver Wurzeln oder Sprossen, bei der Bildung von Kork, Holz, secundärer Rinde, in den letztgenannten Fällen die einzigen hervorstechenden Ausnahmen von der Durchmessergleichheit cambialer Zellen bietend. Die Richtung der Entwickelung bleibt in vielen Vegetationspunkten — primären, secundären und tertiären — dauernd die nämliche. Sie kann aber auch in die entgegengesetzte umschlagen: so bei der centripetalen Fortentwickelung, dem Weiterwachsen an der Basis, vieler Blätter oder blattähnlich gestalteter Stängelorgane. Und sie kann von verschiedenen Seiten her auf einen Zielpunkt gerichtet sein: von zwei Seiten, centrifugal und centripetal, im Vegetationspunkt der Wurzeln von Gefässpflanzen; von allen Seiten bei der Entwickelung hohler kappenförmiger Organe, wie des helmförmigen Kelchblatts von Aconitum, des Sporns des einen Blumenblatts von Viola. Für alle diese Richtungsänderungen bieten uns die Plasmodien der Myxomyceten wie das Protoplasma einzelner Pflanzenzellen Vergleichungspunkte. Für die geradlinige Umkehr in dem oft wiederholten Umsetzen der Stromrichtung; — für das Hinströmen von mehreren Richtungen her zu einem gemeinsamen Mittelpunkt innerhalb der vorhandenen Masse in der Anhäufung der Substanz an neuen Punkten des Plasmodium. — Für die Zellenvermehrung aller Vegetationspunkte gelten die an dem Beispiel der Cladophora bereits erörterten Sätze, soweit die Erfahrung reicht ausnahmslos. Jeder Zellvermehrung — jeder Zweitheilung des Zellraumes — geht ein Wachsthum der zur Theilung bestimmten Zelle vorauf. Die theilende Scheidewand steht senkrecht auf der Richtung des stärksten vorangegangenen Wachsthums der Zelle — einer Richtung, welche zwar meistens mit dem absolut grössten Durchmesser der Zelle zusammenfällt, aber nicht nothwendig mit ihm zusammenzufallen braucht (Zellen des holzbildenden oder korkbildenden Cambium z. B.). Das Wachsthum der einzelnen Zellen eines Vegetationspunktes ist geregelt und bedingt durch die, nach Erweiterung oder Erreichung bestimmter Formen hinstrebende Massenzunahme des gesammten Vegetationspunktes. Diese Massenzunahme kann nicht als die Summe der den einzelnen Zellen innewohnenden individuellen Bildungstriebe aufgefasst werden. Denn es erfolgen, wenn durch äussere Einflüsse Gestalt und Entwickelungsrichtungen des Vegetationspunktes modificirt werden, Grössenzunahme und Formänderung in den einzelnen Zellen nur in denjenigem Maasse, welches die allgemeine Wachsthumsrichtung des Vegetationspunktes den einzelnen Zellen giebt. Die Bildung neuer Zellen im Vegetationspunkte ist somit eine Function des allgemeinen Wachsthums, nicht seine Ursache. In dem Maasse, als durch die Volumenzunahme des Vegetationspunktes die Zellen der Region desselben, nach welcher das Protoplasma hin wandert, über eine be-

stimmte Dimension hinaus vergrössert werden, zerklüftet sich ihr protoplasmatischer Inhalt zu neuen Primordialzellen, es erfolgt Scheidewandbildung. So kommt fort und fort während des Wachsthums eines Pflanzentheils seine Fächerung zu Stande, seine Zusammenfügung aus Hohlräumen mit fest werdenden Wänden — das Ideal eines Baues von möglichst grosser Festigkeit bei möglichst geringer Masse.

Die Erfahrungssätze, dass der Zelltheilung in Vegetationspunkten ein Wachsthum der zur Theilung bestimmten Zelle vorangeht, und dass die neu gebildete Scheidewand auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums senkrecht steht, sind von so durchgreifender Geltung, dass die Anführung zahlreicher Beispiele für sie kaum nöthig erscheint: einige wenige mögen genügen. Die apicalen Vegetationspunkte des platten Stängels von Metzgeria und Aneura, der Blätter und Fruchtanlagen von Laubmoosen besitzen eine einzige Scheitelzelle, welche durch wechselnd nach zwei einander gegenüberstehenden Richtungen geneigte Scheidewände in rascher Aufeinanderfolge getheilt wird, so lange die Spitze des Organs im Zustande des Meristems sich befindet. Unmittelbar vor jeder Theilung sind die beiden Gränzflächen der Scheitelzelle, welche weiter nach Innen gelegenen Zellen angränzen, von ungleicher Länge. Diejenige ist die längere, an welche die neu sich bildende Scheidewand mit entgegengesetzter Neigung sich ansetzt. Der Längsdurchschnitt der Scheitelzelle senkrecht auf ihren Seitenflächen erhält durch die Theilung die Form eines Ellipsenausschnitts mit gleicher Länge der Seiten oder er wird doch dieser Form sehr genähert. Bis zur nächsten Theilung verlängert sich vorwiegend die letztgebildete plane Seitenwand, und die nächst entstehende Scheidewand steht senkrecht auf der Wachsthumsrichtung der Zelle, welche in dieser Wandverlängerung sich ausspricht[1]). Ganz analoge Verhältnisse treten an den, weiterhin zu erörternden, dreiseitig-verkehrt-pyramidalen Scheitelzellen der wachsenden Stängelenden von Laubmoosen und Farrnkräutern mit schräg-dreizeiliger Blattstellung hervor; in der Stellung der Scheidewände des wachsenden Randes der platten Stängel von Pellia, von Marchantieen, auf dem Querschnitt gleichmässig in die Dicke wachsender cylindrischer, aus Meristem bestehender Organe (wie Enden von Stämmen verschiedenster Art), im holz- und korkbildenden Cambium u. s. w. Die Zellen erscheinen in strahlige Reihen geordnet; zwischen den vorhandenen Reihen von Zellen schieben nach der Peripherie hin neue sich ein, wenn die zunehmende Breite der Zellen einer Reihe ein gewisses Maass überschreitet. Besonders auffällig ist die senkrechte Stellung der neuen Scheidewände zur Wachsthumsrichtung da, wo diese Wachsthumsrichtung eine Curve ist. Jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Curve, so dass in einer Reihe solcher Wände jede annähernd radial gegen den Mittelpunkt des von der Curve umschlossenen Raumes gerichtet ist: so beispielsweise auf dem Längsschnitt von Charenblättern (Fig. 31), an jungen Moosblättern auf dem Längs- wie auf dem Querdurchschnitt derselben, in den radialen Reihen der Rindenzellen rasch in die Dicke wachsender Enden von Stämmen oder Wurzeln grösserer Farrnkräuter, wie Pteris aquilina, Aspidium filix mas[2]). Wo das stärkste Wachsthum zur Theilung sich anschickender Zellen in den Richtungen mehrerer von einem gegebenen Punkte ausgehender Radien mit annähernd gleicher Intensität stattfindet, da erhält die neu auftretende Scheidewand die Gestalt einer doppelt gekrümmten Fläche, welche in der Richtung der Convergenz jener Radien concav ist. Sehr anschaulich tritt dies im Wachsthum des Stängelendes der Characeen hervor. Diese Stangel haben eine einzige Scheitelzelle. Unmittelbar nach der Theilung hat die Scheitelzelle die Form einer biconvexen Linse, deren beide Flächen Kugelkappen annähernd gleicher Krümmung sind. Bis zur nächsten Theilung wächst die Zelle, indem ihre freie obere Wand stärker und stärker sich wölbt. Ihr Volumen nimmt zu in Richtung aller der Radien, welche vom Mittelpunkte ihrer nach oben concaven Grundfläche aufwärts strahlen. Dann tritt eine neue Scheidewand auf. In

1) Vergleiche die Abbildungen von Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, Tf. 2; Hofmeister vergl. Unters. Tf. 1, 6, 13, 15. 2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Tf. 1—6.

jedem Punkte senkrecht auf einem dieser Radien ist sie nach oben concav, der unteren Wand der Mutterzelle ähnlich gekrümmt. Sie zerlegt die Zelle in eine Scheitelzelle von Form einer biconvexen Linse, und eine Gliederzelle von Gestalt eines Meniskus. Die Gliederzelle streckt sich und verbreitet zugleich ihre Basis. Ihr Wachsthum findet ~~im Allgemeinen von oben~~ nach unten statt, und in den Richtungen der Divergenz aller Radien, welche von einem Punkte oberhalb ihrer Scheitelfläche ausgehen. In der Aehse des Stängels ist es am intensivsten; die Concavität der Grundfläche nimmt zu. Hat dieses Wachsthum eine bestimmte Grösse erreicht, so erfolgt die Bildung einer gewölbten Scheidewand, welche nach oben convex, die Gliederzelle in eine biconvexe untere Tochterzelle (Anlage einer Zwischenknotenzelle des Stängels) und eine biconcave obere Tochterzelle (Anlage eines Stängelknotens) theilt. Analog bei der Entwickelung der Blätter, nur dass hier eine ganze Reihe von Gliederzellen angelegt wird, bevor die Theilung derselben in biconvexe Zwischenknotenzellen und biconcave Knotenzellen erfolgt, und dass in den obersten Zellen jedes Blattes diese Theilung überhaupt unterbleibt.

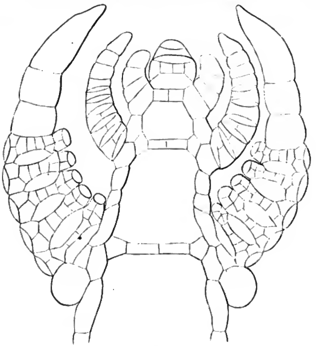


Fig. 31.

Eine verwandte Erscheinung kommt in Zellen vor, welche stetig wiederholt durch wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände sich theilen, und deren Durchmesser parallel den neu auftretenden Scheidewänden den Durchmesser senkrecht auf diesen Scheidewänden weit übertrifft. In solchen Zellen sind aber die Scheidewände einfach gekrümmte Flächen; sie haben die Form von Abschnitten des Mantels eines gestutzten Kegels.

Fig. 31. Endknospe der Chara hispida im axilen Längsdurchschnitte. Die jüngste Gliederzelle unterhalb der biconvexen Scheitelzelle ist bereits in eine biconcave obere und biconvexe untere Tochterzelle getheilt. In den analog wachsenden Blättern tritt die entsprechende Theilung beträchtlich weiter rückwärts von der Scheitelzelle ein.

So z. B. in den Scheitelzellen der Stängelenden bei Pteris aquilina[1]), Polypodium vulgare und Dryopteris in der Nähe der Bildungsstätte von Blättern, Niphobolus rupestris[2]), Fissidens taxifolius[3]). Nach jeder Theilung nimmt die Breite der Scheitelfläche der Zelle, welche die Gestalt eines von zwei Kreisbögen eingeschlossenen Stückes einer Kugelfläche besitzt, in Richtung sämmtlicher Radien zu, die vom Mittelpunkt der einen Kante dieser Fläche zur gegenüberstehenden Kante hin gehen; und entsprechend ist die Zunahme des queren Durchmessers der Zelle in allen Höhen. Auf allen diesen Radien steht die neu auftretende Scheidewand senkrecht; sie ist somit ein Stück einer Kegelfläche, mit ihrer Concavität der entgegengesetzt gekrümmten Kegelfläche zugewendet, als welche die andere Seitenwand der Scheitelzelle sich darstellt.

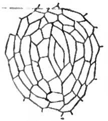


Fig. 32.

Falls die Intensität des Wachsthums eines vielzelligen Vegetationspunktes in den Richtungen aller von einem Punkte in seinem Inneren zu seiner Aussenfläche gezogenen Radien gleichmässig ist, so nähert sich seine Gestalt der eines Kugelabschnitts, und seine Zellen sind in nach Aussen strahlende Reihen fächerähnlich geordnet. Die des Scheitelpunktes unterscheiden sich nicht merklich von den etwas tiefer stehenden; es tritt nicht eine einzige Scheitelzelle hervor. Diese Art der Anordnung der Zellen eines Vegetationspunktes findet sich beispielsweise bei den Fruchtanlagen der Jungermannieen, welche vier Scheitelzellen von Form der Quadranten einer Halbkugel besitzen, die wiederholt durch transversale Wände sich theilen[4]); bei Lycopodium Selago[5]), inundatum, clavatum, bei Tradescantia virginica; bei einer Massenzunahme des Vegetationspunktes ganz vorwiegend in einer einzigen Ebene in den platten Stängeln der Marchantieen, von Pellia epiphylla, den Blättern vieler Jungermannieen, den Prothallien der Polypodiaceen. Ist die Massenzunahme der Scheitelstelle eines Vegetationspunktes dagegen rascher als die der nächsten Umgebung desselben, so wird der Vegetationspunkt eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen. So die Stängel und Blätter der Laubmoose, Farrnkräuter, Selaginellen, von Psilotum, der Cycadeen, Cupressineen, Abietineen, Gräser, der Robinia u. v. A.[6]).

Der Gang des Wachsthums eines gegebenen Pflanzenorgans zeigt für eine und dieselbe Pflanzenart die nämliche Uebereinstimmung der einzelnen individuellen Fälle untereinander, wie die fertige Form. Im Vegetationspunkte eines vielzelligen Organs besitzen überall die Zellen annähernd gleiche Form und Anordnung: sie treten in bestimmter Reihenfolge aus dem Zustande der Vermehrungsfähigkeit in den der Streckung und der Dauer über. Die Ordnung und Aufeinanderfolge der Zellen des Vegetationspunktes eines Organs lässt sich demnach in einer bestimmten Regel ausdrücken, deren Geltung eine um so ausnahmslosere ist, je einfacheren Bau das Organ hat.

Die Regelmässigkeit der Anordnung der Zellen der Vegetationspunkte ist zuerst von Nägeli klar erkannt, und durch ihn sofort eine Bezeichnungsweise derselben aufgestellt worden[7]). Er nennt die Zelle oder die Zellen eines Vegetationspunktes, welche den Ort der raschesten Mas-

Fig. 32. Ansicht von oben des Zellennetzes eines Stammendes von Pteris aquilina. In der Mitte die Scheitelzelle, links davon die jüngste, rechts die zweitjüngste von der Scheitelzelle abgeschiedene Gliederzelle; die letztere bereits in drei Tochterzellen getheilt.

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 623. 2) Derselbe, vergl. Unters. Tf. 16, f. 21.
3) Lorentz, Studien üb. Moose, p. 6. 4) Hofmeister, vergl. Unters., p. 18, 38.
5) Cramer in Nägeli, Pflanzenphys. Unters., 3, p. 10.
6) Derselbe in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 643.
7) Nägeli in Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, 1845, p. 123.

senzunahme (die Spitze) desselben einnehmen, also die Scheitelzelle oder die Scheitelzellen desselben, die primären Zellen, insofern sie in stetiger Wiederholung in Tochterzellen der Art sich theilen, dass die obere Theilhälfte aufs neue zur Scheitelzelle, die untere zur Gliederzelle wird. Die primäre Zelle bezeichnet er mit I. Die Gliederzellen heissen secundäre Zellen (= II). Theilen sich die secundären Zellen in Tochterzellen, welche verschiedenen Antheil am ferneren Wachsthum des Vegetationspunktes nehmen, so heisst diejenige, deren Verhalten dem der secundären Zelle ähnlich ist, welche direct von der primären Zelle abstammt, eine secundäre Zelle zweiten Grades (= II^2), die andere eine tertiäre Zelle (= III). — Theilt sich eine secundäre Zelle in zwei Tochterzellen ganz gleichen Verhaltens, so heissen diese erste und zweite Tochterzelle nächst höheren Grades (= 1 II^2 + 2 II^2). Die Bezeichnungen primär, secundär, tertiär, quaternär u. s. f. (Ordnungszahlen) werden je nach der Function den Zellen des Vegetationspunkts beigelegt; die Exponenten hinter den diese Bezeichnungen ausdrückenden römischen Ziffern geben den Grad der Generation der Zelle in Bezug auf eine gegebene primäre Zelle ersten Grades an (ob Tochter-, Enkel-, Urenkelzelle); die Coefficienten geben an, in welcher Zahl Zellen gleicher Function im Vegetationspunkte und weiterhin im Organe vorhanden sind. Um anzugehen, dass eine Zelle gegebener Ordnung in eine Zelle höheren Grades derselben Ordnung und in eine Zelle nächst höherer Ordnung sich theilt, schreibt Nägeli z. B.

$$I^n = I^{n+1} + n\,II$$

oder im concreten Falle

$$I^1 = I^2 + 1\ II^1$$
$$I^2 = I^3 + 2\ II^1$$
$$II^2 = II^3 + 1\ III^1$$
$$III^1 = III^2 + 1\ IV^1 \text{ u. s. f.}$$

Ausdrucke, die auf den ersten Blick wie mathematische Formeln aussehen, die aber nichts weiter besagen, als dass eine Zelle sich in Tochterzellen ungleicher Function theilt. — Ueber die Anordnung und Form des Vegetationspunkts im Ganzen wie seiner einzelnen Zellen besagen sie schlechthin nichts. Ich habe den Versuch gemacht, auch für diese Verhältnisse Ausdrucke zu geben[1]; — es geht nothdürftig für wenigzellige Organe, bedingt aber ganz verwickelte Bezeichnungen für zusammengesetztere. Nach Erlangung der Erfahrung, dass die Theilungswände in allen einzelnen Zellen eines Vegetationspunktes senkrecht auf der Richtung intensivster Volumenzunahme des Theiles des Vegetationspunktes stehen, welchem die betreffende Zelle angehört, bedarf es dessen nicht mehr. Die Bezeichnung der allgemeinen Wachsthumsrichtungen des Vegetationspunkts, der Zahl und des Orts der sich theilenden Zellen geben ein genügend anschauliches Bild des Entwickelungsganges.

Die Literatur des Gegenstands findet sich ausser den bereits citirten an folgenden Stellen:

Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, p. 121—209; 3 und 4, p. 207 ff.
Nägeli, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847.
Hofmeister, Vergl. Unters. a. versch. O.
Nägeli, System. Uebersicht der Ersch. im Pflanzenreich. Freibg. 1853, p. 19.
Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. 3, 4. Zürich 1855, 57.
Nägeli in ders. Samml. 1, p. 69—84.
Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 259.

Der Beweis des Satzes, dass die Wachsthumsvorgänge eines Vegetationspunktes in seiner Gesammtheit das Ursächliche und Bestimmende, dass das Wachsthum und somit die Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Abgeleitete und Bedingte sind, — dieser Beweis folgt aus den Aenderungen von Form und Ordnung der Zellen des Vegetationspunktes, welche eintreten, wenn die gesammte Gestalt des Vegetationspunktes durch Einflüsse geändert wird, welche von ausserhalb denselben treffen.

1) Hofmeister, Entst. d. Embryo, p. 64.

Wachsende Vegetationspunkte sind eine plastische Masse. Die noch nicht völlig erhärteten Zellwände folgen passiv äusseren Einflüssen, der Schwerkraft z. B., oder einem Drucke, indem sie unter Umständen nach den Formen ihnen angränzender fester Körper sich modeln[1]. Für die Form von Vegetationspunkten bestimmend ist vielfach auch die Stellung und das Maass der Entwickelung aus ihnen hervorgesprosster appendiculärer Organe; insbesondere die von Blättern auf das Ende der Achsen, an welchen sie entstanden. Achsenenden, welche deutlich eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen, zeigen in allen bekannten Fällen die Seitenflächen dieser Scheitelzelle zu den Richtungen stärksten Dickenwachsthums des Stängels senkrecht stehend. Da dieses stärkste Dickenwachsthum in der grossen Mehrzahl der Fälle mit den Mittelebenen der dem Stängelende nächsten Blattanlagen zusammenfällt, so sind in der Regel jene Seitenflächen der Stängelscheitelzelle den Flächen (der Richtung des alle andere Volumenzunahme weit überwiegenden Breitenwachsthums) der nahe stehenden jüngsten Blätter parallel gestellt, diese Wände den Vorderflächen der jüngsten Blätter zugewendet. Somit erscheint die Form der Scheitelzelle bedingt durch die Anordnung der Blätter. Sie ist zweischneidig bei zweizelliger Blattstellung: bei Niphobolus rupestris[2], Pteris aquilina (Fig. 33), Secale cereale[3]: verkehrt-dreiseitig-pyramidal bei dreizeiliger Blattstellung, sei diese gerade- oder schrägzeilig: z. B. bei Aspidium filix mas, Asplenium felix femina, Struthiopteris germanica, Robinia Pseudacacia, Zamia longifolia, Pinus[4], Equisetum[5] (jeder Blattwirtel entwickelt zuvörderst drei Blätter; in den Ausnahmefällen viergliedriger [2 + 2gliedriger] Wirtel ist die Scheitelzelle zweischneidig[6]): Sphagnum[7], Climacium dendroides, Hypnum cupressiforme und alopecurum, Orthotrichum affine, Catharinea undulata, Polytrichum juniperinum, Frullania dilatata, Madotheca platyphylla, Calypogeia Trichomanes, Alicularia scalaris[8], Fontinalis antipyretica[9]). Bei ringförmiger Umschliessung des Achsenendes durch die Basis des noch ganz jungen, und in seiner Mittellinie nicht sehr beträchtlich in die Dicke wachsenden Blattes ist es die Art des Dickenwachsthums des Stammes allein, welche in Uebereinstimmung mit der Form der Scheitelzelle desselben steht. Bei den Isoëten entstehen die Blätter stängelumfassend und in sehr langsamer Succession. Die Form der Scheitelzelle lässt keine unmittelbare Beziehung zu ihrer Stellung erkennen. Das Dickenwachsthum des Stängels ist aber nach zwei oder drei Richtungen ein Maximum, nach zwei oder drei mit jenen sich kreuzenden Richtungen ein Mini-

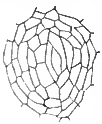


Fig. 33.

Fig. 33. Vegetationspunkt eines Stammes von Pteris aquilina, von oben gesehen. In der Mitte der Zeichnung die Scheitelfläche der zweischneidigen Terminalzelle.

1) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 400.
2) Derselbe, vergl. Unters. Taf. 16, f. 21.
3) Derselbe in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 643.
4) Derselbe a. a. O.
5) Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 22.
6) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 4, Taf. 19, f. 4.
7) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 77.
8) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 274, 275.
9) Lorentz, Studien üb. Laubmoose, Lpz. 1863, p. 17.

num. Die Stämme werden zwei- oder dreilappig. Formen mit zweilappigen, einfurchigen Stämmen haben zweischneidige, solche mit dreifurchigen Stämmen dreiseitige Scheitelzellen der Stämme. Die Seitenflächen der Scheitelzellen sind stets den Stammfurchen zugewendet[1]). — In den zweischneidigen Scheitelzellen sind die neu entstehenden Theilungswände wechselnd geneigt, wechselnd je einer und der anderen Seitenfläche zugewendet und diesen nahezu parallel. Die Gliederzellen greifen treppenartig gestuft in einander; ihre Mittellinien (die Durchschnittslinien einer durch ihre Mitte und die Achse des Organs gelegten Ebene mit ihren Wänden) liegen im ganzen Organ in einer Ebene. Dreiseitig-pyramidale Scheitelzellen werden durch Wände getheilt, welche successiv den Seitenwänden in der Aufeinanderfolge ihres Aneinandergränzens zugewendet sind. Die so entstehenden Gliederzellen sind in eine schraubenlinige Reihe geordnet, deren Richtung derjenigen des Grundwendels der Blattstellung stets gleichsinnig ist. Sie stehen in drei der Achse parallelen Längsreihen, wenn die Blattstellung eine geradlinig dreizeilige ist (so z. B. bei Frullania dilatata, Fontinalis antipyretica). Bei schräg dreizeiliger Blattstellung zeigt sich eine Uebereinstimmung der Anordnung der Gliederzellen und der Blätter auch in dem gleichen Grade der Schrägheit der dreizähligen Blattwendel und der drei Reihen von Gliederzellen; eine Uebereinstimmung, die ihren Ausdruck in der Gleichheit der Winkel der Seitenflächen der dreiseitigen Scheitelzelle mit der Hälfte der Divergenzwinkel der Blattstellung findet. Die Scheitelansicht solcher Zellen stellt meistens ein gleichschenkliges Dreieck dar. Die Anordnung der Zellen lässt sofort erkennen, dass dieses von den drei jüngsten Gliederzellen, bezüglich den von solchen abstammenden Tochterzellen, in der Weise umgeben ist, dass der eine Schenkel des Dreiecks der jüngsten, der zweite der ältesten, die Basis der zweitjüngsten dieser Zellen angränzt. Die grösseren Farrnkräuter mit schräg dreizeiliger Stellung der Blätter, wie Aspidium filix mas und spinulosum, Asplenium filix femina, lassen diese Verhältnisse namentlich deshalb besonders leicht erkennen, weil auf der Haut, welche die festen, freien Aussenwände der oberflächlichen Zellen des Stammendes darstellen, wenn durch Schaben unter dem Präparirmikroskope das innere Gewebe des Vegetationspunkts, die weicheren Zellhäute und der Zelleninhalt entfernt werden — weil auf dieser Haut der Verlauf der als Leisten nach Innen vorspringenden Berührungskanten der Seitenwände der Oberflächezellen mit den Aussenwänden mit grösster Schärfe und Bestimmtheit verfolgt werden kann. Die Messungen der Länge der Basis und des jüngsten Schenkels des gleichschenkligen Dreiecks, als welches die Scheitelfläche der Gipfelzelle des Vegetationspunktes sich darstellt, ergeben Winkelverhältnisse, welche zur Blattstellung des betreffenden Stammes in unzweifelhafter Beziehung stehen. Jeder der Grundwinkel jenes gleichschenkligen Dreiecks entspricht der Hälfte der kleinen Divergenz der Blattstellung; der Scheitelwinkel entspricht der Hälfte der Differenz zwischen der grossen und kleinen Divergenz. So war bei 21 verschiedenen Vegetationspunkten von Farrnstämmen, sämmtlich mit $^5/_{13}$ Blattstellung, die theils von Aspid. filix mas, theils von Asp. spinulosum, theils von Aspl. filix femina genommen waren, dieses Verhältniss = 1 : 1,101 bis = 1 : 1,128; im Mittel = 1 : 1,1094. Ein Dreieck von solchen Seitenlängen hat Grundwinkel von

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 4, p. 159.

69° 13′ 53,3″, und einen Scheitelwinkel von 41° 32′ 13,4″. Ein gleichschenkliges Dreieck, begränzt durch die Chorden zweier Bögen von der Grösse der kleinen Divergenz der $^5/_{13}$ Stellung = $^5/_{13}$ des Stängelumfanges (Bögen von 138° 27′ 41,53″) und die Chorde eines Bogens von der Länge der Differenz der grossen und kleinen Divergenz der $^5/_{13}$ Stellung (= $^8/_{13}-^5/_{13}=^3/_{13}$ des Stängelumfanges, eines Bogens von 83° 4′ 36,94″) hat einen Scheitelwinkel von 41° 32′ 18,47″ und Grundwinkel von 69° 13′ 50,765″; das Verhältniss der Länge seiner Basis zu der eines der Schenkel ist = 1:1,4067. Man sieht, die Uebereinstimmung ist eine sehr vollständige. Sie beschränkt sich nicht auf Scheitelzellen von Farrnstämmen mit $^5/_{13}$ Stellung der Blätter, sondern sie ist auch bei solchen mit $^3/_8$, $^8/_{21}$ und $^{13}/_{34}$ Stellung constatirt; ebenso bei phanerogamen Gefässpflanzen von sehr verschiedenartiger Blattstellung, wie Pinus Abies L., Pinus balsamea, Zamia longifolia, Robinia Pseudacacia [1]). Die in die Augen springende Beziehung zwischen den Winkelverhältnissen der Scheitelzelle und denen der Blattstellung kann nicht dadurch zu Stande kommen, dass die in der Scheitelzelle neu auftretenden Scheidewände mit den beiden Seitenwänden, welche von ihnen geschnitten werden, mit der einen einen Winkel von der Hälfte der kleinen Divergenz der Blattstellung, mit der anderen von der Hälfte der Differenz der grossen und kleinen Divergenz bilden. Denn dann müssten die freien Aussenflächen der jüngsten Gliederzellen trapezoïdische Umrisse haben, an der hinteren Kante bedeutend breiter sein als an der vorderen. Die Beobachtung zeigt aber, dass sie bei den Farrnkräutern parallelogrammatische Gestalt haben. Somit bleibt nur übrig, dass zwischen je zwei Theilungen die Form der Scheitelzelle in der Art verschoben werde, dass der spitzere Winkel ihrer Seitenflächen sich soweit öffne, der eine der beiden offneren Winkel soweit sich zuspitze, das jener das grössere, dieser das kleinere der geforderten Maasse von Winkeln erreiche. Für diese Voraussetzung spricht auch, dass bisweilen, wiewohl selten, bei jenen Farrnkräutern Scheitelflächen von Stammesendzellen angetroffen werden, welche der Form gleichseitiger Dreiecke sich nähern oder bei denen die Länge der ältesten Kante die der jüngsten übertrifft. Solche Scheitelzellen sind von ganz hervorstechender Grösse. Ihr seltenes Vorkommen spricht dafür, dass der betreffende Entwickelungszustand rasch durchlaufen werde [2]). Dies Alles lässt

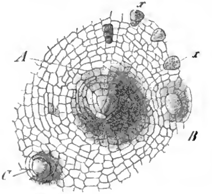


Fig. 34.

Fig. 34. Endknospe eines Stammes von Aspidium spinulosum mit linksumlaufiger $^5/_{13}$ Stellung der Blätter, von oben gesehen. *A.* die Stelle, an welcher das jungste Blatt sich bilden wird. *B.* Anlage des zweitjüngsten, *C.* des drittjüngsten Blattes. *xx.* Anlagen von Spreuhaaren.

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 637, 644.
2) Hofmeister a. a. O. p. 640.

schliessen, dass die Scheitelzelle nach jeder Theilung[1]) ganz vorwiegend in der Richtung senkrecht zur letztgebildeten Scheidewand an Umfang zunehme. Diese Wand bildet durch ihre obere Kante im Momente der Theilung einen der Schenkel des gleichschenkligen Dreiecks der Scheitelfläche. Bis zur nächsten Theilung wird sie von der Längenzunahme der oberen Kante der beiden anderen Seitenwände weit überholt, so dass diese nun die Schenkel, jene die Basis des Dreiecks darstellen. Die Vorstellung einer derartigen Verschiebung der Form der Scheitelzelle ist auch wohl vereinbar mit der in aufsteigender Schraubenlinie um den Stamm fortschreitenden Massenzunahme der Gewebe, deren Zellen von der Vermehrung der von der Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen abstammen.

Zu gleichen Ergebnissen führt mit noch grösserer Sicherheit die Untersuchung der wachsenden Stammspitze von Laubmoosen mit schräg dreizähligen Blattwendeln. Bei diesen, z. B. bei Sphagnum cymbifolium, Hypnum alopecurum, Climacium dendroïdes, wird jede von der einzigen dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle des Stängels abgeschiedene Gliederzelle zur Anfangszelle eines Blattes. Jede solche Gliederzelle umfasst etwas mehr als ein Drittel des Stängelumfanges. Bei Betrachtung von oben erkennt man deutlich, dass die Sehne des Bogens, als welcher die Berührungskante ihrer der Scheitelzelle zugekehrten Seitenwand mit der Aussenfläche des Stängelendes sich darstellt, der Sehne ihrer gegenüberstehenden, unteren Kante parallel ist; bei flacherer Form der Endknospe überzeugt man sich leicht von dem völligen Parallelismus der oberen und der unteren Seitenwand der jüngsten Gliederzellen. Wäre nun bei der Aufeinanderfolge der Theilungen der Terminalzelle je die dritte Wand der drittletztgebildeten parallel, so müssten die Blätter, da jede Gliederzelle ein Blatt hervorbringt, in drei verticalen Längsreihen am Stängel stehen. Aber schon die jüngsten Blattanlagen halten genau die specifisch eigenthümliche Blattstellung der betreffenden Art ein: bei Sphagnum z. B. eine meist linksumläufige $^2/_5$ oder $^3/_8$, bei Hypnum alopecurum $^3/_8$ Stellung. Nach alledem ist es nicht anders möglich, als dass die Scheitelzelle des Stängels zwischen je zwei Theilungen ihre Form in der Weise ändert, dass jede neue Gliederzelle, welche durch Auftreten einer den Seitenflächen parallelen Theilungswand von der Scheitelzelle abgeschieden wird, von der nächstzuvor gebildeten Gliederzelle um denselben Maasstheil des Stängelumfanges entfernt steht, wie ein Blatt von



Fig. 35.

Fig. 35. Zwei seitliche Knospen des Hypnum (Thamnium) alopecurum, durch der Achse des Hauptstamms parallele Schnitte blos gelegt und in der Scheitelansicht gesehen. *a.* ganz junger, noch blattloser, *b.* etwas älterer Zustand; bei welchem die Blattbildung beginnt.

1) Möglicherweise auch erst nach je zwei Theilungen. Bisweilen erhält man mikroskopische Bilder, in denen zwei aufeinander folgende secundäre Zellen den beiden Schenkeln der dreieckigen Scheitelfläche der Terminalzelle angränzen (vgl. Hofmeister a. a. O. Tf. 6, f. 3). Es ist denkbar, dass in demselben Vegetationspunkte successiv bald der eine, bald der andere Fall eintrete.

dem nächst tieferen. Auch hier zeigt die directe Beobachtung, dass die Scheitelfläche der Endzelle unmittelbar nach, also auch unmittelbar vor jeder Theilung die Form eines gleichschenkligen Dreiecks hat, dessen einer Schenkel die letztgebildete Scheidewand ist. Die Formenänderung während der Grössezunahme der Zelle zwischen je zwei Theilungen muss somit auch hier in der Weise erfolgen, dass das Wachsthum der Zelle ganz vorwiegend in der Richtung rechtwinklig auf der letzt entstandenen Scheidewand vor sich geht. Die dreieckige Scheitelfläche verschiebt sich so, dass diese jüngste Kante bei der nächsten Theilung als Basis des gleichschenkligen Dreiecks sich darstellt. Die Uebereinstimmung der definitiven Winkel der Scheitelfläche mit denen der Divergenz der Blattstellung ist dabei selbstverständlich. Es steht zwar die nächst entstehende Scheidewand nicht senkrecht auf der Richtung, in welcher zwischen zwei Theilungen der Querschnitt der Scheitelzelle am stärksten zunimmt. Aber es wächst die Scheitelzelle von Theilung zu Theilung auch nach aufwärts, und zwar — wie der Augenschein zeigt — in der Weise, dass sie in einer zur zunächst sich bildenden Wand senkrechten Richtung ihren Durchmesser am beträchtlichsten vergrössert. Dieses Wachsthum übertrifft an Intensität die Erweiterung des Querschnitts, und von ihm wird die Stellung der neu auftretenden Wand vorzugsweise bedingt.



Fig. 36.

So bei Laubmoosen mit schlank kegelförmigen Endknospen. Bei Formen, deren Stängelende abgeplattet, fast plan ist, und deren Blätter sehr rasch in die Breite wachsen, z. B. bei Polytrichum formosum, wird die Entwickelung in Folge des starken Ueberwiegens des Dickenwachsthums über das Längenwachsthum etwas modificirt. Die Aussenflächen der von der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen haben nur unmittelbar nach Auftreten der Theilungswand in jener parallele obere und untere Kanten. Das Breitenwachsthum des Grundes derjenigen Blätter, welche bereits etwas weiter über die Oberfläche des Stängelendes hervorragen, ist weit intensiver, als das Längenwachsthum des Knospenendes oberhalb derselben. Jene Blätter bilden einen dreigliedrigen Umgang der (nach $^{3}/_{8}$ geordneten) Blattspirale, und schliessen einen dreieckigen Raum ein, welcher die Scheitelzelle des Stängels, und deren drei jüngste Tochterzellen zu enthalten pflegt. Ihr Breitenwachsthum ist in der einen (in Bezug auf die Richtung der Blattspirale vorderen) Längshälfte der Basis leb-

Fig. 36. Genau axiler Langsdurchschnitt der Endknospe eines Hauptstamms des Hypnum (Thamnium) alopecurum. *a.* Scheitelzelle. *b.* Zellengruppe, welche aus Theilung der jungsten Zelle zweiten Grades entstand. *f.* Blatter. *t.* Haare.

hafter, als in der anderen. Dadurch wird der eingeschlossene dreieckige Raum nicht allein erweitert, sondern auch verschoben, und es werden die hinteren Enden der jüngeren Gliederzellen in die Breite gezogen, so dass die freien Aussenflächen derselben trapezoïdische Gestalt erhalten.[1] Der Unterschied von dem Hergange bei den schlanken Stängelenden von Hypnen und Sphagnen beschränkt sich darauf, dass schon vor der ersten radialen Theilung der jüngsten Gliederzellen das Fortschreiten der Massezunahme des Stängels von unten nach oben in Richtung des kurzen Weges der Blattstellung durch Aenderung der Form des Durchschnitts senkrecht auf die obere und untere Fläche (der Form der freien Aussenwand) in ihnen hervortritt (Fig. 37).

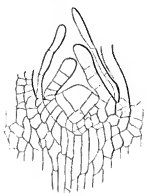


Fig. 37.

Das weitverbreitete Verhältniss mag, zunächst hypothetisch, in folgender Weise ausgedrückt werden. Das Breitenwachsthum der jüngsten, dem Stängelende nächsten Blätter verzerrt nach bestimmten Richtungen das Gewebe der Endknospe. Die Gewebe beider, der Blätter und des Achsenendes stehen in unlösbarer Verbindung. Die unmittelbare Beobachtung zeigt, dass meist die Massenzunahme der eben neu angelegten Blätter in Richtung ihrer Breite schneller vor sich geht, als die Massenzunahme des Achsenendes in Länge und Dicke. Daraus resultirt eine Zerrung des Gewebes des Achsenendes in den Richtungen parallel den Blattflächen. Dem Achsenende, einschliesslich seiner Scheitelzelle, wohnt

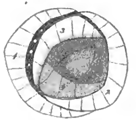


Fig. 38.

Fig. 37. Endknospe des Stängels von Polytrichum formosum im Längsdurchschnitt.
Fig. 38. Endknospe des Stängels von Polytrichum formosum, von oben gesehen. In der Mitte der Zeichnung die dreieckige Scheitelfläche der Endzelle des Stammes. Die Gruppen der Nachkommenschaft der von ihr abgeschiedenen Zellen II. Grades sind mit den Ziffern 6, 5 . . rückwärts bis 1 bezeichnet. Vor der Blattanlage 1 einige Haare, in der Ansicht von oben als Kreise erscheinend.

[1]) Lorentz hat diese Vorgänge in anderer Weise aufgefasst (Studien üb. Moose, p. 21): die in der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle des Stängels auftretenden Theilungswände seien deren Scheitelwänden nicht parallel, »sondern es fällt (bei der Scheitelansicht) das eine Ende der neuen Wand nahezu in den inneren Winkel des Dreiecks, ein wenig diesseits desselben nach der neuen (d. i. künftigen) Scheitelzelle zu, das andere Ende aber halbirt beiläufig die dem eben erwähnten Winkel gegenüber liegende Wand.« Mikroskopische Bilder, welche dieser Beschreibung entsprechen, erhielt auch ich bisweilen. Da aber, und häufiger als sie, solche vorkommen wie der hier beigegebene Holzschnitt sie wieder giebt, so ist es klar, dass sie nur darauf beruhen, dass die Präparation das Objekt unmittelbar vor Entstehung einer neuen Theilungswand getroffen hat. Lorentz's Abbildung Tf. 4, f. 8 zeigt abweichend von seiner Beschreibung die breite Seitenkante der trapezoïdisch gewordenen Aussenfläche der Gliederzellen nach vorn, je nach der jüngeren Zelle hin gerichtet. Nie finde ich, bei sehr zahlreichen Untersuchungen ein derartiges Vorkommen; und ich möchte annehmen, dass in jener Zeichnung ein Versehen in Bezug auf die Richtung der Blattspirale obwaltet.

Digitized by Google

aber auch ein selbstständiges Wachsthumsstreben inne. Die Erscheinungen, die an blattlosen Achsen solcher Pflanzen hervortreten, die sowohl beblätterte als absolut blattlose Sprossen hervorbringen (Psilotum triquetrum, Nephrolepis splendens, Fissidens bryoïdes, Schistostega osmundacea z. B.) lassen schliessen, dass jenes eigene Wachsthum ihres Achsenendes in allen radialen Richtungen gleichmässig sei. Denn bei Psilotum haben die absolut blattlosen, als Wurzeln functionirenden unterirdischen Achsen stets gleichseitig dreieckige Scheitelflächen der Terminalzellen; das Gleiche gilt von den blattlosen Ausläufern von Nephrolepis[1]), den noch blattlosen Stängelanlagen, welche auf dem Protonema von Fissidens und Schistostega unterirdisch angelegt werden (vergl. Fig. 39). Zweischneidige Form der Terminalzelle eines Vegetationspunktes, welcher appendiculärer Organe entbehrt, kommt nur vor entweder bei sehr vorwiegendem Breitenwachsthum des Organs (so bei Laubmoosblättern) oder bei sehr intensivem Längenwachsthum der von der Scheitelzelle eingenommenen Region pendelartig hin und her schwankender Richtung; so bei Anlagen von Laubmoosfrüchten, bei Salvinia. Ist dieses Wachsthum von passiven Dehnungen der wachsenden Gewebe begleitet, so wird es sich am intensivsten in den Richtungen senkrecht auf diese Dehnungen äussern müssen. Die Scheitelzelle wird also vorwiegend in Richtungen senkrecht auf die Vorderflächen der jüngsten Blätter im Durchmesser zunehmen. Auf dieser Richtung stehen dann die neu auftretende Scheidewand vertical.

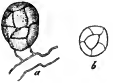


Fig. 39.

Die thatsächliche Richtigkeit dieser Anschauung ergiebt sich aus der Erfahrung, dass bei Modification oder bei Aufhebung der Beeinflussung des Vegetationspunktes eines Stängels durch die ihm benachbarten jüngsten Blätter auch die Anordnung seiner Zellen sich ändert. Zwar lässt eine Reihe hieher gehöriger Thatsachen auch den Ausdruck zu, dass die Aenderung der Form und Theilungsweise der Scheitelzelle einerseits, die Aenderung der Stellung der neu auftretenden Blätter oder die Aenderung der Verdickungsart des Stammes andererseits gleichzeitige Aeusserungen eines und desselben Bildungstriebes seien, von denen nicht die eine als nächste Ursache der anderen betrachtet zu werden braucht. So die, den Aenderungen der Divergenzwinkel der Blattstellung entsprechende Aenderung der Kantenwinkel der Stammscheitelzelle von Sämlingen des Aspidium filix mas, beim Uebergange der $\frac{1}{3}$ Stellung der ersten Blätter in die $\frac{3}{8}$, dann in die $\frac{5}{13}$ Stellung[2]), so die Drei-

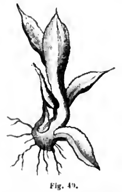


Fig. 40.

Fig. 39. Unterirdische Anlage eines Stämmchens des Fissidens bryoides. *a.* Ansicht von der Seite der einer Haarwurzel aufsitzenden jungen Achse. *b.* Scheitelansicht derselben.

Fig. 40. Junges Stämmchen des Fissidens bryoides bei schwacher Vergrösserung. Die (unterirdisch angelegt gewesenen) unteren drei Blätter stehen dreizeilig; die beiden oberen treten in die zweizeilige Anordnung ein.

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Tf. 9, f. 3. 2) Derselbe a. a. O.

seitigkeit der Scheitelzelle des Stammes an dreifurchigen Stämmen der Isoëtes lacustris, die Zweischneidigkeit derselben an zweifurchigen Stämmen derselben Art. Bedeutungsvoller aber ist eine andere Classe von Erscheinungen. Die Scheitelzelle des kriechenden Stammes von Polypodium Dryopteris, dessen in weiten Entfernungen von einander stehende Blätter ausnahmslos in zwei der Stammachse parallelen Längszeilen stehen, hat bald eine zweischneidige bald eine dreiseitig pyramidale Form[1]. Die erstere Form der Scheitelzelle findet sich an Stängelenden, von den nur wenig entfernt die Anlage eines jüngsten Blattes steht, der zweite an solchen, welche die Anlage des jüngsten Blattes weit überragen. Im ersteren Falle ist die Form des Vegetationspunktes durch die Wachsthumsthätigkeit des Blattes beeinflusst, im zweiten nicht. — Das Ende der Achse der Salvinia natans ragt weit über die Ursprungsstelle des jüngsten der dreizeilig stehenden Blätter hervor. Die Scheitelzelle derselben aber ist zweischneidig, theilt sich durch wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände, ohne Bezug auf, nicht beeinflusst durch die Stellung der weit unter ihr in dreigliedrigen Quirlen auftretenden Blätter[2]. Die Scheitelzelle junger blattloser unterirdischer Sprossen von Jungermannia bicuspidata hat eine ziemlich gleichseitig dreieckige Endfläche; nach dem Auftreten der in zwei Längsreihen stehenden Blätter gestaltet sich diese Endfläche zu einem gleichschenkligen Dreieck mit sehr spitzem Scheitelwinkel, dessen Schenkel den Vorderflächen der Blätter zugekehrt sind[3]. Und völlig beweisend sind die Erscheinungen, welche beim Hervortreten unterirdisch angelegter Sprossen von Schistostega osmundacea und von Fissidens bryoïdes an das Tageslicht der Beobachtung sich darbieten. Beide Moose entwickeln aus unterirdisch kriechenden protonematischen Fäden (Haarwurzeln) adventive Stängel, in der Art, dass das Ende einer kurzen seitlichen Sprossung eines solchen Fadens anschwillt, durch eine Querwand vom cylindrischen Theile sich abgliedert, und dass in der angeschwollenen Endzelle ein Wachsthums- und Zellenbildungsprocess beginnt, welcher stetig nach dem vorderen Ende hin vorschreitend, zur Entstehung eines zunächst kugeligen, weiterhin eyförmigen, endlich cylindrischen Körpers aus massigem Zellgewebe führt, der Anlage des Stamms eines neuen beblätterten Pflänzchens. Die einzige Scheitelzelle ist von umgekehrt-dreiseitig-pyramidaler Form, ihre Scheitelfläche ein gleichseitiges Dreieck; sie wird während des Längenwachsthums durch geneigte Wände getheilt, welche successiv je einer der Seitenflächen parallel sind. Hat die Stammanlage von Schistostega eine Länge erreicht, welche den grössten Querdurchmesser um etwa das Fünffache übertrifft, so treten noch unterirdisch unter ihrer Spitze die ersten (sehr rudimentär bleibenden) Blätter über ihre Aussenfläche hervor. Sie stehen in d r e i, je um $\frac{1}{3}$ des Stängelumfangs von einander entfernten Längszeilen. Nach einiger Zeit wird die Spitze des Stämmchens, durch immer weiteres Vorschreiten nach Oben der Längsstreckung seiner älteren Zellen, über den Boden gehoben und dem Einflusse des Tageslichtes ausgesetzt. Das Gewebe des Stängels und der Blätterbasen besitzt höchst energischen negativen Heliotropismus: es krümmt sich convex gegen die Richtung der

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, 652, Tf. 9, f. 18, 19.
2) Pringsheim in dessen Jahrb. p. 3, 488.
3) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, Tf. 8, f. 10, 11.

Digitized by Google

intensivsten Beleuchtung. Die bis dahin dreizeiligen Blätter werden kammförmig gerichtet; der sie tragende Stängel etwas verbreitert. Diese Vorgänge setzen sich fort bis in die unmittelbare Nachbarschaft der Scheitelzelle des noch wachsenden Stängels. Sie ist von den zweizeilig sich stellenden Blättern kaum bedeckt, der mikroskopischen Betrachtung unschwer zugänglich. Man überzeugt sich leicht, dass während der Entfaltung des Pflänzchens am Lichte, und während der Verschiebung der Blätter in zwei Längszeilen ihre Gestalt in die zweischneidig keilförmige allmälig übergeht. Zunächst bleibt ihre Scheitelfläche noch dreieckig, aber die der Concavität des Stängels zugewendete Kante wird kürzer, der gegenüberstehende Winkel spitzer, bis endlich sie von nur zwei Kreisbögen begränzt erscheint. — Aehnliche Vorgänge zeigt Fissidens bryoïdes. Die unterirdisch angelegten dreizeilig geordneten wenigen Blätter erreichen hier meist stärkere Entwickelung. In der Stellung zum Stamm stimmen diese Blätter mit denen anderer Moose überein: sie kehren ihm die Vorderflächen zu. Der negative Heliotropismus von Fissidens ist minder energisch als der von Schistostega; die Stellung der bereits unterirdisch angelegt gewesenen Blätter wird durch ihn minder alterirt. Die während des Hervortretens ans Licht und nachher sich entwickelnden Blätter aber entstehen streng zweizeilig. Die eigenthümliche Scheidenbildung ihres Grundes hindert die bequeme Beobachtung der Formverhältnisse der Stängelscheitelzelle während der Aenderung der Blattstellung. Gewiss ist aber, dass nach dem Eintritt der Zweizeiligkeit derselben jene Zelle eine zweischneidigkeilförmige Gestalt besitzt, und durch wechselnd nach zwei Richtungen geneigte Wände getheilt wird[1]).

Die im Vorstehenden entwickelte Auffassung des Verhältnisses der Zellenvermehrung zu den Wachsthumserscheinungen der Pflanze im Allgemeinen schon vor längerer Zeit von mir ausgesprochen[2]), steht in geradem Widerspruche mit der durch Schleiden aufgestellten: »bei allen Pflanzen, mit Ausnahme der wenigen nur aus einer Zelle bestehenden, beruht die Form auf der Zusammensetzung aus Zellen. Hier sind zwei Punkte für die Bildung der Formen wesentlich, nämlich die Anordnung der neu entstehenden Zellen und die verschiedene Ausdehnung der entstandenen. . . . In ersterer Beziehung braucht man nur sich zu erinnern, dass wenn in einer Zelle vier neue Zellen entstehen, diese ebensogut in einer Reihe (linienförmig) als zwei und zwei nebeneinander (flächenförmig) als endlich wie die Ecken des Tetraeders (körperförmig) in einer Mutterzelle liegen können. Es wird sich für die nächste Zeit alle Untersuchung der Entwickelungsgeschichte auf diesen wesentlichen Punkt richten müssen.«[3]) Schleidens Gesichtspunkt wurde von allen übrigen auf diesem Felde arbeitenden Forschern im Wesentlichen adoptirt, namentlich von Nägeli[4]), dessen Terminologie und Formulirung der Beobachtungen über Zellenfolge in mathematischen Formeln ähnlich sehende Ausdrücke[5]) augenscheinlich auf die Annahme individueller und specifisch verschiedener Bildungstriebe in den einzelnen Zellen beruht. Die bessere Berechtigung meiner Anschauung wird, hoffe ich, nach den beigebrachten Thatsachen Anerkennung finden, und ich erachte es für nicht das geringste Verdienst derselben, dass sie gestattet für die Anordnung der Zellen pflanzlicher Gewebe einen einfachen und übersichtlichen Ausdruck durch die Bezeichnung der Wachsthumsrichtungen in den Vegetationspunkten zu geben.

1) Vergleiche in letzterer Beziehung Lorentz, Studien üb. Moose, 6.

2) Abh. Sächs. G. d. W. 5, 1857, p. 642, verallgemeinert in meinem Buche: On the germination etc. of the higher Cryptogamia, London 1862, p. 239 und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 272.

3) Schleiden, Grundz. 1. Aufl, 2, p. 12.

4) Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, p. 187.

5) a. a. O. p. 122.

§ 19.
Den verschiedenen Formen der Zellbildung gemeinsame Erscheinungen.

Durch die grosse Mehrzahl der der Beobachtung zugänglichen Vorgänge der Vermehrung oder der Bildung von Zellen geht der gemeinsame Zug, dass dasjenige Protoplasma, welches zu Primordialzellen sich ballt, an Dichtigkeit zunimmt, an Wassergehalt abnimmt. Zunahme der Dichtigkeit, Abnahme des Wassergehalts des Protoplasma sind einander annähernd proportional, da das Wasser von allen übrigen Bestandtheilen des Protoplasma an Dichtigkeit — specifischem Gewichte — übertroffen wird, die Fette allein ausgenommen. Der Wasserverlust ist selbstverständlich überall da wo aus Protoplasma sich individualisirende Primordialzellen vor oder während ihrer Besonderung an Volumen verlieren (S. 87, 97 ff.). Die Zunahme der Dichtigkeit ist im Anwachsen des Lichtbrechungsvermögens neu sich bildender Primordialzellen auch da ersichtlich, wo die Verhältnisse eine Volumverringerung des in diese Bildung eingehenden Protoplasma nicht gestatten, so bei der Entstehung freier Tochterzellen im Protoplasma. Und es liegt, diesen klaren Thatsachen gegenüber, kein einziger Fall vor, der zu der Folgerung nöthigte, dass eine Protoplasmamasse, die zu einer neuen Primordialzelle sich gestaltet, während oder vor dieser Gestaltung an Wassergehalt zu, an Dichtigkeit abnähme[1]).

Die Erkenntniss, dass die Zerklüftung oder die Ballung von Protoplasma zu gesonderten Massen — Primordialzellen — mit einer Zunahme der Dichtigkeit, einer Abnahme des Wassergehalts desselben zusammenhängt, öffnet einen näheren Einblick in den Gegensatz zwischen dem Streben zur Beweglichkeit und dem Streben zur Bildung vom Tropfen (Primordialzellen) des Protoplasma. Die Beweglichkeit strömender Plasmodien von Myxomyceten wird durch Quellungsmittel gesteigert (S. 27). Sclerotienzustände solcher Plasmodien können in den beweglichen Zustand übergeführt werden, indem ihnen bei angemessener Temperatur Wasser in genügender Menge dargeboten wird. Sie nehmen dann sichtlich eine ansehnliche Menge des Wassers in sich auf; ihr Volumen nimmt beträchtlich zu. Schwärmsporen und Plasmodien dagegen, die in Zellhäute sich einkapseln, vermindern sehr merklich ihren räumlichen Umfang (§ 20). Es ist der Schluss erlaubt, dass die Beweglichkeit und die eigenartige Gestaltung von Protoplasma von einem bestimmten Maasse des gesammten Wassergehalts mit bedingt sei, dass das Sinken des Wassergehalts unter dieses Maass das Streben zur Annahme nach gewissen Richtungen bevorzugt ausgedehnter Formen aufhebe. In den Erscheinungen, dass kein freies, von Zellhäuten nicht eingeschlossenes Protoplasma dauernd im Zustande der Beweglichkeit bleibt (S. 77); dass das in Zellräumen enthaltene bewegliche Protoplasma in der Jugend der Zelle — im Vegetationspunkte oder während analoger Zustände — relativ ruhend ist; dass das Protoplasma in den Haaren alter Stängeltheile von Cucurbitaceen, Solanaceen und Verbasceen

1) Die Volumenzunahme gekeimter Schwärmsporen von Bryopsis, Elachista, Myriachs, Haligenia u. a. Meeresalgen (vgl. Thuret, Ann. sc. nat. 3. S. 14.) tritt erst nach Ausbildung der Membran an der Aussenfläche der kugelig gewordenen Schwärmspore ein.

an Beweglichkeit verliert, häufig zu Klumpen sich ballt, in noch älteren Theilen verschwindet; — in allen diesen Erscheinungen tritt die Andeutung einer Periodicität der Capacität für Wasser der gesammten Protoplasmamasse, im Ganzen genommen, auch während längerer Fristen hervor.

Abnahme des Wassergehalts, Zunahme der Dichtigkeit ist in sehr vielen Fällen zuverlässig nicht die einzige Aenderung der Massenverhältnisse der einzelnen Gemeng- und Bestandtheile des Protoplasma zu einander, welche der Besonderung desselben zu neuen Primordialzellen vorausgeht. Das so verbreitete Auftreten sphäroïdischer Massen besonders eyweissreicher Substanz, von Zellenkernen im Inneren solchen Protoplasmas, welches zur Ballung in Primordialzellen sich anschickt — je eines Zellenkerns im Centrum jedes zu einer Primordialzelle sich gestaltenden Massentheils des Protoplasma — deutet auf allgemein vorkommende Aenderungen der relativen Mengen der festen Bestandtheile beim Herannahen der Zellenbildung. — Die Plötzlichkeit und Gleichzeitigkeit der Bildung zahlreicher Zellen in weithin sich erstreckenden vielverzweigten einzelligen Pflanzen führt auf die Vermuthung, dass ähnliche, die Primordialzellenbildung begünstigende Modificationen der Zusammensetzung des Protoplasma gleichzeitig in der ganzen Pflanze hier eintreten mögen. Der parasitisch auflebenden Agaricineen vegetirende Fadenpilz Syzygites megalocarpus und seine zweite Fructificationsform, welche früher, für eine besondere Art gehalten, Sporodinia grandis genannt worden ist, sind einzellige Organismen bis zu dem Zeitpunkte der Bildung der Sporen in den Ascis der Sporodinia, der Anlegung der Zygospore in den copulirten Astenden des Syzygites. Wenn aber an diesen peripherischen Stellen der vielverzweigten einzelligen Pflanze Zellenbildung eingetreten ist, da theilen auch die fruchttragenden Fäden ihre Innenräume durch häufige Scheidewandbildung gleichzeitig in eine grosse Zahl cylindrischer Zellen von sehr ungleicher Länge[1]).

Die Beobachtung zeigt ferner, dass eine Protoplasmaanhäufung dann zu einer Primordialzelle sich gestaltet, wenn sie einen bestimmten, specifisch verschiedenen Umfang erreicht hat. Wenn bei der Bildung von Fruchtzellen einzelliger verzweigter Gewächse, wie Siphoneen, Saprolegnieen, das Protoplasma nach der Extremität einer Auszweigung hin strömend in dieser sich anhäuft, so gliedert sich das Zweigende durch eine Querwand vom übrigen Raume des Fadens, es gestaltet sich die Protoplasmaanhäufung zu einer Zelle, sobald dieselbe einen gewissen Umfang erreicht hat, der für jede der verschiedenen Formen nur innerhalb sehr enger Gränzen variirt. — In den Vegetationspunkten der Organe zusammengesetzterer Pflanzen giebt sich die Zunahme des Volumens des Protoplasma der theilungsfähigen Zellen in der Zunahme der Dimensionen dieser Zellen selbst zu erkennen; in dem Wachsthum der Zelle, welches der Theilung vorausgeht (S. 125). Die Zunahme des Protoplasmagehalts erfolgt auch hier durch Zuströmen von älteren Theilen her; wir wissen, dass die organische Substanz, welche in den Vegetationspunkten zum Aufbau neuer Organe verwendet wird, nicht hier entsteht, sondern aus anderen, ausgebildeten Theilen der Pflanze herstammt[2]). Dass das Protoplasma, welches in den vorzugsweise wach-

1) De Bary, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. der Pilze (Abdr. aus Abh. Senckenberg Ges., 5) p. 80.

2) Ich verweise auf den Abschnitt über Wanderung der Stoffe in den Pflanzen im 4., von Sachs bearbeiteten Bande dieses Handbuchs.

senden und sich vermehrenden Zellen der Vegetationspunkte angehäuft ist, an Dichtigkeit (Lichtbrechungsvermögen) nicht hinter dem auf der Wanderung dorthin begriffenen, in weiter rückwärts gelegenen Zellen befindlichen zurücksteht, dies lehrt der Augenschein. Die Vorstellung ist erlaubt: das Protoplasma eines im Wachsthum begriffenen Pflanzentheils vermöge nur so lange im Zusammenhange zu bleiben, als seine Masse (die Quantität seiner Materie) ein bestimmtes für jeden generellen Fall verschiedenes, für gleichartige Entwickelungsvorgänge aber annähernd gleiches Maass nicht überschreitet. Wird dies Maass überschritten, so tritt Zerklüftung, Tropfenbildung, Theilung des Protoplasma in mehrere Massen ein. Dieses Maass kann auf einander folgenden Entwickelungsstufen eines und desselben Organs sich ändern. Es wächst mit der Zunahme des Wassergehalts, es sinkt bei der Zunahme der Dichtigkeit einer Protoplasmaanhäufung. Und auch anderweite Aenderungen der Zusammensetzung des Protoplasma mögen es modificiren. Der protoplasmatische Inhalt einer Sporenmutterzelle oder eines Oogonium von Saprolegnia z. B. gestaltet sich zunächst zu einer einzigen relativ grossen Zelle, wenn das zu dem einen oder dem anderen Organ sich ausbildende Endstück eines Fadens seinen Raum durch eine Querscheidewand vom übrigen Raume des Fadens abscheidet. Der zusammenhängende Wandbeleg aus Protoplasma der grossen Zelle zerklüftet sich aber in eine Vielzahl primordialer Zellen, wenn er, an Volumen abnehmend und Wasser ausscheidend, an Dichtigkeit zunimmt (S. 89).

Die Anwendung dieser Vorstellung auf alle die Fälle, in denen Tochterzellen den Raum der Mutterzelle nicht ausfüllend, sphäroïdale Form annehmen, hat keine Schwierigkeit. Wo die Gestalt solcher Tochterzellen von der Kugelform abweicht, da erklärt sich dies leicht aus der Contactwirkung der Zellhaut, deren Innenfläche sie während der Entwickelung angelagert sind: so bei den abgeplattet-ellipsoïdischen Sporen des Botrydium argillaceum, den ersten Endospermzellen von Ricinus, Sorghum, Veltheimia. Die Sporen auch solcher Ascomyceten und Flechten, deren Gestalt bei voller Ausbildung am weitesten von der Kugelgestalt sich entfernt, treten dennoch als kugelige Zellchen auf.

Auch den Fällen der Theilung des Zellraumes durch eine Scheidewand passt sie ohne Weiteres sich an, in denen die Richtung des intensivsten der Theilung vorausgehenden Wachsthums der Zelle mit dem grössten Durchmesser derselben zusammenfällt; in denen die Abschnürungsfläche der Theilhälften des Protoplasma auf dem grössten Durchmesser der Zelle senkrecht steht. Wenn ein, durch irgend welche von aussen auf ihn wirkende Kräfte in die Länge gezogener Flüssigkeitstropfen, sich selbst, seinen ihm innewohnenden Gestaltungsstreben überlassen, in zwei sphärische Tropfen zerfällt, so werden die Centren beider Tropfen nothwendig in der Richtung des grössten Durchmessers jenes langgezogenen Tropfens liegen. Wo dagegen die zur Theilung sich vorbereitende Zelle in einer zu ihrem grössten Durchmesser senkrechten Richtung vorwiegend oder ausschliesslich wuchs, wo die neu auftretende Theilungswand auf einem der kürzeren Durchmesser der Zelle senkrecht steht, wie bei den Zellen der Naviculeen (S. 99), den Zellen des holzbildenden Cambium, da bedarf es zur Durchführung jener Vorstellung einer Hülfshypothese. — Wir wissen, dass die Hautschicht des Protoplasma lebender Zellen an verschiedenen Stellen in verschiedenem Grade dehnbar ist. Bei künstlicher Raumverkleinerung protoplasmatischen Zelleninhalts durch wasserentzie-

hende Mittel zieht sie sich an den dehnbareren Stellen am leichtesten von der Zellhaut zurück (S. 16). Diese dehnbarsten, am frühesten von der Innenfläche der Zellwand sich zurückziehenden Stellen der Hautschicht bedingen in langgestreckten Zellen die Orte der endlichen Abschnürung des contrahirten Zelleninhalts zu sphäroïdischen Massen (S. 52). — Wächst eine Zelle in einer gegebenen Richtung vorwiegend, und wird bei diesem Wachsthume die Hautschicht des Inhalts durch Expansion des letzteren während der Erweiterung des Zellraums passiv gedehnt, so muss diese Dehnung am bedeutendsten innerhalb einer Zone der Hautschicht sein, welche durch zwei auf der Richtung der intensivsten Volumenzunahme des Zellraumes senkrechte Ebenen begränzt wird. Die einem Körper zugefügte gewaltsame Dehnung erhöht seine Dehnbarkeit. Die Hautschicht wird innerhalb jener Zone am dehnbarsten geworden sein. Sie wird hier, wenn im Zelleninhalte das Streben zu Ballung in gesonderte Massen eintritt, am leichtesten sich einfalten, und so wird die Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu zweien Primordialzellen innerhalb einer zum vorausgegangenen stärksten Wachsthum senkrechten Ebene erfolgen.

Digitized by Google

Dritter Abschnitt.

Die Zellhaut.

§ 20.

Auftreten der festen Zellmembran.

Die Substanz der neu sich bildenden festen Zellmembran kann aus dem Protoplasma, in welchem sie zuvor enthalten war, in keinem anderen Aggregatzustande ausgeschieden werden, als in dem einer Flüssigkeit. Die leichte Verschiebbarkeit der Theile ist eine nothwendige Voraussetzung der Ortsveränderung derselben bei der Differenzirung des Materials für die Zellhaut von der übrigen Masse des Protoplasma. Und in mehreren Fällen sehen wir die Membran, ausserhalb der Hautschicht der Primordialzelle, als eine von dieser unterscheidbare Schicht eines, gleich ihr halbflüssigen Körpers auftreten; in sehr zahlreichen Fällen als membranähnlich gestaltete Platten aus einer noch weichen, leicht löslichen, einen äusserst geringen Grad von Elasticität besitzenden Substanz erscheinen, die erst später grössere Elasticität und Festigkeit erlangt. Häufig zwar liegen die Verhältnisse so, dass die Substanz der neuen Membran von der Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts erst nach der Erhärtung zur festen Haut unterschieden werden kann: sei es der ausnehmenden Dünne der neuen Haut, sei es der Gleichartigkeit ihres Lichtbrechungsvermögens mit demjenigen der Hautschicht wegen. Aber alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die feste Zellmembran ausserhalb der Hautschicht der Primordialzelle als eine Schicht aus neuem, von dem der bleibenden Hautschicht verschiedenem Stoffe in die Erscheinung tritt.

Die Bildung neuer elastischer Zellmembranen geht an Primordialzellen, die nach Ausstossung aus ihren Mutterzellen mit einer Haut sich umkleiden, unter Umständen vor sich, die keinen Zweifel darüber lassen, dass das Material der neu entstehenden Membran aus der Protoplasmamasse, der Primordialzelle stammt, an deren Aussenfläche die Zellhaut sich bildet. So z. B. bei der Umkleidung der Schwärmsporen von Vaucheria und Oedogonium, der Oosporen von Fucus mit elastischen Zellmembranen. Der Stoff dieser Membranen muss in halbflüssigem Zustande innerhalb des halbflüssigen Protoplasmaballes vorhanden sein. Er kann nur in diesem halbflüssigen Zustande an die Aussenfläche desselben austreten. Hier sammelt er sich zu einer zusammenhängenden Schicht, und erfährt nun diejenige Veränderung seiner molekularen Constitution, welche sich als Uebergang vom halbflüssigen, weichen, sehr dehnbaren, zähen Aggregatzustand zu dem eines festen, elastischen Körpers darstellt. Keine Thatsache

Digitized by Google

liegt vor, welche hinderte, dieselbe Auffassung auf alle bekannten Fälle von Zellhautbildung zu übertragen.

Die neu sich bildende Membran ist meist von äusserster, nicht messbarer Dünne. Und von ausnehmender Dünne ist auch die Schicht zähe-flüssiger Substanz, welche zur Membran erhärtet. In der Regel lässt sie sich nicht durch directe Beobachtung nachweisen. Die meisten Primordialzellen, an deren Aussenfläche die Bildung elastischer Membran unmittelbar bevorsteht, unterscheiden sich durch kein sichtbares Merkmal von nackten Protoplasmaklumpen, deren Umgränzung nur durch die Hautschicht des Protoplasma selbst gebildet wird. So z. B. stimmt das Aussehen und die Widerstandsfähigkeit gegen die Einwirkung von Wasser, Salzlösungen, Alkohol u. s. w. der Umgränzung eines Keimbläschens von Daphne Mezereum oder Laureola, welches im Embryosack eines eben vom Pollenschlauche erreichten Ovulum beobachtet wird, vollständig überein mit denen der Hautschicht der kugeligen Protoplasmamassen, zu welchen der aus vegetativen Zellen einer Vaucheria herausgedrückte Inhalt sich ballt. Ein halbweicher, nicht elastischer Zustand einer, von der Hautschicht primordialer Zellen verschiedenen Lage derjenigen Substanz, welche weiterhin zur elastischen Zellhaut erhärtet, ist nur da der unmittelbaren Beobachtung zugänglich, wo die neue Membran in beträchtlicher Dicke auftritt, oder wo sie lange in halbfestem Zustande verharrt. Der erste Fall kommt vor z. B. bei Anlegung der gemeinsamen, von Anfang an doppeltgeschichteten Haut der Pollentetraden von Phajus (S. 109), des neuen cylindrischen Membranstückes der oberen Tochterzelle von Oedogonium (S. 102), der festen Zellhaut der zur Ruhe gelangenden Schwärmspore von Vaucheria clavata. In allen diesen Fällen nimmt die zur festen Zellhaut erhärtende Schicht im Momente der Erhärtung sichtlich an Volumen, namentlich an Dicke, sehr bedeutend ab: ohne Frage durch Verlust von Wasser. Es verringert sich die Capacität für Wasser des Stoffes, welcher die voluminösere halbweiche Schicht bildete; ein Theil des bisher gebundenen Wassers wird ausgestossen, und die festen Moleciile rücken näher aneinander.

Dass der bei der Volumenverringerung der erhärtenden Schicht verloren gehende Stoff Wasser ist, geht mit besonderer Deutlichkeit aus den Vorgängen hervor, welche bei der Bildung der festen Zellhaut um die zur Ruhe gelangende Schwärmspore von Vaucheria clavata stattfinden. Bringt man Rasen dieser Alge in milder Winterszeit oder im zeitigen Frühjahr in Porzellanschüsseln, deren Wasser täglich mehrmals erneuert wird, so erfolgt in den ersten Tagen die Bildung der Schwärmsporen massenhaft. Diese sammeln sich an der dem Fenster abgewendeten Seite des Gefässes zu einem, oft 1 Mill. breiten grünen Saume, und mit Leichtigkeit kann man in einem mit der Pipette herausgehobenen Tropfen Dutzende von theils beweglichen, theils unbeweglich gewordenen Sporen beobachten. Auf dem Objectträger dauert die Bewegung stets nur kurze Zeit. Im Momente des Aufhörens derselben werden die kurzen Wimpern, welche die ganze Oberfläche der primordialen Zelle bekleideten, eingezogen, und es umgiebt nur eine hyaline, 1,5 bis 1,8 M. Mill.[1]) dicke Schicht die chlorophyllreiche innere Masse der zur Zeit noch eyförmigen Spore. Diese Schicht ist zähe-flüssig. Bei Quetschung der Spore wird sie zu Brei zerdrückt. Unter den Augen des Beobachters aber nimmt die Schicht an Dicke um etwa drei Viertheile ab; gleichzeitig verringert sich das Volumen der ganzen Spore, die aus der Gestalt eines gestreckten Ellipsoïds mehr oder weniger vollständig in die einer Kugel übergeht, deren Durchmesser der kleinen Achse des Ellipsoïds annähernd gleich ist. Dieser Process vollzieht sich in 8—12 Minuten. Wird jetzt die Spore zerquetscht, so berstet eine sie umschliessende feste Membran von 0,4 bis 0,7 M. Mill. Dicke, aus deren Risse der Inhalt hervorfliesst. — Der Augenschein zeigt, dass während der beträchtlichen Volumenabnahme der hyalinen peripherischen Schicht sowohl als der ganzen Spore kein von dem umgebenden Wasser verschiedener Körper aus der Spore austritt.

Bei der Erhärtung der halbflüssigen Schicht, welche in den Pollenmutterzellen des Phajus Wallichii zwischen die Innenfläche der verdickten Zellhaut und die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts eingeschaltet wird (S. 109) zur bleibenden Membran der Tetrade ver-

1) 1 Mikro-Millimeter = 0,001 Mill.

Digitized by Google

mindert sich deren Durchmesser um $^2/_3$—$^3/_4$, das Volumen derselben somit auf ein Drittel bis ein Viertheil. Das ausgestossene Wasser wird vom Zelleninhalt aufgenommen, dessen Umfang entsprechend wächst. Er füllt den Innenraum der Tetrade vollständig aus, obwohl dieser um so viel weiter geworden ist, als die Abnahme der Dicke der halbflüssigen Schicht beträgt[1]. — Es fehlt nicht an Andeutungen, dass bei Anlegung der bleibenden Membranen der meisten Pollenkörner, einfacher wie zusammengesetzter, ähnliche Erscheinungen eintreten. Doch springen sie in keinem anderen bekannten Falle mit solcher Deutlichkeit in die Augen, der grossen Dünne der Membran bei ihrem ersten Sichtbarwerden wegen.

Die Membranen der Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum verharren ungewöhnlich lange im weichen, halbflussigen, nicht elastischen Zustande. Die Sporenmutterzellen theilen sich jede simultan in vier tetraëdrische Specialmutterzellen, die sehr bald nach ihrer Bildung sich vereinzeln — ohne Zweifel durch Verflussigung der peripherischen Schichten ihrer sehr dünnen Wände—und Kugelform annehmen. Diese Entwickelungsstufen werden sehr rasch zurückgelegt. Im nämlichen Sporangium (von Eq. palustre) findet man noch ungetheilte Sporenmutterzellen neben Gruppen von zu vieren vereinigten, und neben frei gewordenen, kugeligen Specialmutterzellen. Diese letzteren haben zunächst den Charakter primordialer Zellen. Ihre hautähnliche Umgränzung ist weich. Wird die Zelle gequetscht, so zerfliesst diese peripherische Schicht zu einer formlosen Masse. Bei Zusatz wasserentziehender Lösungen, von Zucker z. B., bleibt die umhüllende Schicht dem sich zusammenziehenden protoplasmatischen Zelleninhalte dicht angeschmiegt, ihr Volumen in demselben Maasse verkleinernd wie dieser. Nur bei Behandlung mit Alkohol zieht sich der zusammenschrumpfende Inhalt von der erhärtenden peripherischen Schicht

A

B

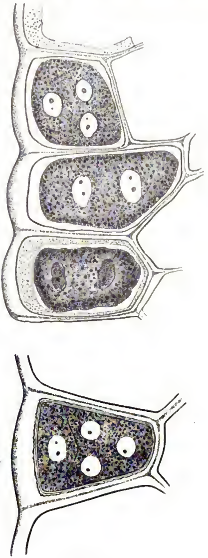


Fig. 41.

Fig. 41. *A*. Drei Pollenmutterzellen des Umfanges des Inhalts eines querdurchschnittenen Antherenfaches von Phajus Wallichii, unmittelbar vor Bildung der bleibenden Haut der Tetrade.

[1] Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 649.

zurück. Wenig ältere Specialmutterzellen zeigen, in der Flüssigkeit des Sporangium untersucht, eine doppelte, aus zwei dicht aufeinandergelagerten Lamellen bestehende hautartige Umhüllung des protoplasmatischen Inhalts. Die innere Lamelle ist elastisch, etwas dicker und stärker lichtbrechend als die äussere. Mit Chlorzinkiod färbt sie sich gelb. Sie ist eine Neubildung, die Anlage der äussersten Schicht der bleibenden Wand der Spore. Die äussere Lamelle der Umgränzung des protoplasmatischen Inhalts — die Membran der Specialmutterzelle — vermindert bei Behandlung mit Alkohol ihren ohnehin geringen Durchmesser. Bei Zusatz von Wasser dagegen schwillt sie zu einer dicken Schicht durchsichtiger, sehr weicher, fast flüssiger Gallerte auf, welche bei längerem Liegen in Wasser in diesem vollständig sich vertheilt. Vorgängige Behandlung mit Alkohol vermindert das Aufquellungsvermögen der Specialmutterzellenmembran. Sie schwillt nach dem Aussüssen mit Wasser nur bis zu einem bestimmten Maasse auf; etwa auf das Dreifache der bisherigen Dicke. Bei Quetschung eines solchen Präparats wird die aufgequollene Schicht breit gedrückt. Man erkennt dann deutlich, dass sie in ihrer ganzen Masse aus gleichartiger Substanz besteht, und dass das häufig vorkommende körnige Aussehen ihrer Aussenfläche auf dem Anhaften fremder Körperchen an derselben beruht. In diesem Zustande der Weichheit und Elasticitätlosigkeit bleibt die Specialmutterzellmembran bis zu der Zeit der Anlagerung einer zweiten Membran auf der Innenfläche der zuvor angelegten äussersten bleibenden Sporenhaut; eine Frist, die (bei Eq. limosum) auf mindestens vier Tage veranschlagt werden muss. Von da ab erscheint die Specialmutterzellhaut als eine beiderseits scharf und glatt begränzte, elastische Membran, die noch immer mit Wasser bedeutend aufquillt, aber so gut als ausschliesslich nur in Richtung der Tangenten.

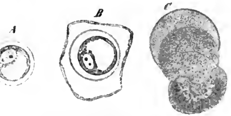


Fig. 42.

Bei Behandlung mit Wasser hebt sie sich, in Form eines gewaltig sich ausdehnenden Schlauches, von der Aussenfläche der eingeschlossenen Spore weit ab[1]). — Späterhin entstehen aus dieser Membran, durch Verdickung schraubenlinig verlaufende Streifen und durch Spaltung, die Elateren (vergl. § 28).

In mehreren der Fälle, wo die neue Zellmembran lange einen ähnlichen Grad von Weichheit behält, wie die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes; — wo sie bei Wasserentziehung in dem nämlichen Maasse sich zusammenzieht wie diese und ihr dicht anliegend bleibt, —

Der aus zwei verschieden lichtbrechenden Lamellen zusammengesetzten Membran der Pollenmutterzellen lagert die halbflüssige Schicht an, welche zwischen die Innenfläche dieser Membran und den protoplasmatischen Zelleninhalt *p* eingeschaltet ist. Die beiden oberen Zellen sind so dargestellt, wie sie am frischen Präparat erscheinen; die unterste wie sie nach Behandlung mit Chlorzinkiod sich verhalten. — Am obersten Rande des Präparats ist ein Stück der Membran der durch den Schnitt beiderseits geöffneten Nachbarzelle mit gezeichnet; die halbflüssige Schicht ist im Aufquellen begriffen. *B.* Eine Pollenmutterzelle derselben Pflanze, unmittelbar nach Bildung der bleibenden Membran der Pollentetrade.

Fig. 42. Verschiedene Entwickelungszustände der Sporen von Equisetum limosum. *A.* ganz jung, von der zu Gallerte aufgequollenen Membran der Specialmutterzelle umhüllt. *B.* späterer Zustand, in verdunntem Alkohol liegend. Die Membran der Specialmutterzelle quoll mit Wasser jetzt nur noch in Richtung der Fläche. Ihre Innenseite zeigt die erste Andeutung verdickter schraubenliniger Streifen (Anlage der Elateren). Die Wand der Sporen hat sich durch ungleiches Aufquellen in zwei Schichten getrennt, deren innere dem Zellinhalt anliegt. *C.* reife Spore, nach Abstreifung der Elateren in Schwefelsäure zerdrückt, wobei die drei Schichten der Membran von einander sich trennten, indem die beiden äusseren zerrissen.

1) Hofmeister in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 284.

unterscheidet sie sich doch von ihr durch abweichendes Lichtbrechungsvermögen. Der zerfliessliche Vorkeim von Mirabilis Jalapa und von Lupinus hirsutus (S. 106) lässt die membranöse Schicht ausserhalb der Hautschicht des Zelleninhalts als doppelt contourirten Saum erkennen; ein Bild, welches insbesondere an den Ansatzstellen der queren Scheidewände an die freie Aussenwand völlig dem eines Vorkeims mit festen Zellwänden, z. B. von Crocus, Oenothera entspricht. Ebenso die Ansatzstellen der zerfliesslichen inneren Scheidewände der Embryokügelchen von Nonnea, Borrago an die feste freie Aussenmembran. Ein niederer Grad von Festigkeit, der auf einen relativ höheren Gehalt im Wasser bezogen werden muss, giebt sich an jungen Membranen von Pflanzenzellen sehr verbreitet durch die Löslichkeit derselben in Flüssigkeiten zu erkennen, welche die nämlichen Membranen, nach weiterer Ausbildung derselben, nicht angreifen. So werden z. B. die noch unvollständigen, in Form einer Ringleiste auftretenden Scheidewände in Theilung begriffener vegetativer Zellen von Cladophora glomerata von Essigsäure vollständig gelöst, die ausgebildeten widerstehen ihr[1]). Ebenso bei Clad. fracta, deren neu angelegte Querwände selbst von verdünnten Lösungen von Glycerin und von Chlorcalcium gelöst werden. — Als Beispiele sehr rascher Bildung elastischer Zellhäute an bis dahin nackten Primordialzellen seien folgende genannt. Die Keimbläschen von Leucojum vernum sind vor der Befruchtung zerfliesslich. Schon 2 Stunden nach Ankunft der befruchtenden Pollenschläuche in der Fruchtknotenhöhle findet man jene Zellen von festen, der Einwirkung des Wassers dauernd widerstehenden Membranen umgeben. — Die unbefruchteten Oosporen (Keimbläschen) von Fucus vesiculosus und anderen Arten der nämlichen Gattung sind nackte Primordialzellen (S. 92). Werden solche mit Chlorzinkiod behandelt, so schrumpft die kugelige Protoplasmamasse etwas zusammen, und aus dem Innern derselben treten kugelige Tropfen einer farblosen Substanz über die Aussenfläche hervor. Schon 10 Minuten, nachdem dem Meerwasser, in welchem solche Sporen sich befinden, Spermatozoïden der nämlichen Fucusart zugesetzt wurden, sind die Sporen mit einer zwar unmessbar dünnen, aber festen und elastischen Membran umkleidet. Bei nunmehriger Anwendung des nämlichen Reagens treten aus der innern Masse ebenfalls jene durchsichtigen Tropfen hervor. Von der jungen Membran gehindert können sie aber nicht mehr frei über die Aussenfläche der Zelle hervorragen. Sie sammeln sich innerhalb dieser zarten Membran, und bilden hier eine farblose Schicht, indem sie durch gegenseitigen Druck sich abplatten[2]). Die aus der Mutterzelle austretenden zahlreichen Schwärmsporen der Achlya prolifera und des Aphanomyces stellatus ordnen sich vor der Mündung der Mutterzelle zu einer Hohlkugel, dicht aneinandergedrängt. Unmittelbar nach der Bildung dieses Köpfchens erscheint jede der bis dahin nackten Primordialzellen von einer festen, elastischen Zellhaut umgeben; die einzelnen Zellen, durch gegenseitigen Druck polyedrisch, stellen einen Kugelmantel aus parenchymatisch verbundenen Zellen dar. Die Bildung der festen Zellhaut ist hier eine fast augenblickliche[3]).

Es ist der Versuch gemacht worden, die hautartige Umgränzung (Hautschicht) primordialer Zellen ganz allgemein aus dem Vorhandensein einer noch nicht erhärteten Schicht von Zellhautstoff zu erklären[4]). Zwei Reihen von Thatsachen lehren, dass diese Auffassung nicht zutreffend ist. Die Hautschicht kommt vor an künstlich (durch gewaltsame Austreibung aus der lebenden Zelle) hergestellten Protoplasmamassen, welche niemals feste Zellmembranen erhalten. Sie zeigt sich hier im Momente der Gestaltung dieser kugeligen Ballen, und mit genau den nämlichen Charakteren wie an primordialen Zellen. So an Inhaltsportionen lebendiger Zellen von Vaucheria, Cladophora, von befruchteten Embryosäcken von Phaseolus. — Es ist ferner die Hautschicht allseitig in gleichartiger Beschaffenheit an Portionen protoplasmatischen Inhalts von Zellen vorhanden, die nur an ganz bestimmten umgränzten Flächen neue Zellmembran bilden;

1) Pringsheim, Bau der Pflanzenzelle, p. 23.

2) Thuret in Mém. soc. des sc. nat. de Cherbourg 5, 1857, Avril; abgedr. in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot. 7, p. 34.

3) De Bary in Bot. Zeit. 1852, p. 491; derselbe in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 184.

4) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild d. Pflanzenzelle, p. 73.

Digitized by Google

sn bei den Tochterzellen vegetativer Fadenglieder von Oedogonium. Die Seitenflächen, die einander ab- und die einander zugewendeten Endflächen dieser cylindrischen Zellen sind von völlig gleicher Beschaffenheit, aber nur an den letzteren findet die Bildung neuer Zellhaut statt. (S. 154). Als Hauptstütze seiner Anschauung macht Pringsheim die Angabe, unmittelbar nach Bildung der elastischen Zellhaut an einer primordialen Zelle fehle dem protoplasmatischen Inhalte derselben die zusammenhängende hautartige Umgränzung. So z. B. an eben zur Ruhe gelangten Schwärmsporen, an unmittelbar zuvor getheilten und dabei inhaltsarmen vegetativen Zellen von Oedogonium. Von der Richtigkeit dieser Angabe vermochte ich in keinem Falle mich zu überzeugen; ich stehe nicht an sie für irrthümlich zu halten. In allen solchen Fällen fand ich den Zelleninhalt von einer deutlichen Hautschicht umgränzt[1]).

§ 21.

Localisirung der Zellhautbildung.

Wenn frei liegende Primordialzellen — seien es solche, die frei in der Inhaltsflüssigkeit ihrer Mutterzelle schweben, oder solche, die aus ihrer Mutterzelle ausgeschlüpft sind, wie z. B. Schwärmsporen: — wenn solche freiliegende Primordialzellen mit einer festen Zellhaut sich umhüllen, so wird in den meisten Fällen diese Wand auf allen Punkten der Oberfläche der Primordialzellen zunächst (von späterem örtlichen Dickenwachsthum der Membran abgesehen) in gleichförmiger Dicke ausgebildet. Das Gleiche ist nur selten mit Sicherheit da nachzuweisen, wo die Primordialzellen während der Entwickelung der festen Zellhäute in inniger Berührung mit den Innenflächen der Wandungen von Mutterzellen und unter einander stehen, wo Gewebebildung stattfindet. Unter solchen Verhältnissen erfolgt die Bildung elastischer Zellhaut an verschiedenen Stellen der Oberfläche der Primordialzellen mit verschiedener Intensität, oder sie ist auf bestimmten Stellen der Aussenfläche der Primordialzellen beschränkt, und unterbleibt an den übrigen. — Auch an freien Primordialzellen unterbleibt bisweilen an bestimmten, eng angränzenden Stellen die Bildung einer festen Wand, welche an der übrigen Aussenfläche stattfindet; so bei den Schwärmsporen, welche noch während der Bewegung elastische Membranen erhalten, an den Anheftungsstellen der Wimpern (S. 92).

Bei einer Art von Gewebebildung zwar erfolgt die Bildung der festen Zellhäute allseitig gleichmässig um die Primordialzellen. Wo während einer längeren Reihe von Theilungen der Primordialzellen die Bildung fester, gegen Wasser widerstandsfähiger Zellhäute unterbleibt, und erst dann plötzlich und um sämmtliche Primordialzellen gleichzeitig eintritt, wenn jene Theilungen zur Bildung eines aus sehr vielen Primordialzellen zusammengesetzten Körpers geführt haben, da ist dann die Bildung der festen Zellhäute eine gleichmässige rings um jede Primordialzelle. Die festen elastischen Wände, zu welchen auf einer bestimmten Stufe der Ausbildung die Platten aus weicher Substanz erhärten, welche zwischen den Hautschichten der einander unmittelbar benachbarten zahlreichen Primordialzellen einer jungen Familie von Pandorina, Gonium oder Volvox, eines jungen Embryo von Lupinus mutabilis oder hirsutus, von Mirabilis Jalapa verlaufen, zeigen keinen irgend wahrnehmbaren Unterschied der Dicke. Diese Fälle gehören streng genommen aber nicht hieher. Die Zellen solcher Gewebe sind längere Zeit hindurch primordial nur in dem Sinne, dass sie der festen, elastischen, gegen Wasser widerstandsfähigen Membran entbehren. Eine von der Hautschicht des Protoplasma in ihrem optischen Verhalten verschiedene hautähnliche Umgranzung, eine Anlegung der Zellmembran aus vorerst noch weichem Stoffe ist vorhanden (S. 151). Diese weichen Membrananlagen sind es, die im ganzen Gewebe gleiche Mächtigkeit besitzen und sie bei der Erhärtung behalten.

1) Vergl. auch v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 689.

Digitized by Google

Somit ist das Verhältniss wesentlich dasselbe, wie da, wo bei der Gewebebildung die festen Wände von Zellen älterer Generation mit ins Spiel kommen.

Zwar zeigt die directe Beobachtung vielfältig, dass auch unter solchen Verhältnissen die neue Membransubstanz an den ganzen Aussenflächen der eben getrennten Primordialzellen gebildet wird. Bei vielen grosszelligen Fadenalgen, wie Cladophora, Spirogyra, überzeugt man sich leicht, dass gleichzeitig mit dem Auftreten der, zwei sich sondernde Primordialzellen trennenden Scheidewand, auch die obere und die untere Querwand und die freien Seitenwände der in Theilung begriffenen Zelle eine merkliche Verdickung erfahren; ein Vorgang, welcher für sich allein betrachtet, darauf zurückgeführt werden könnte, dass rings um die neuen Primordialzellen neue Membran sich bildet. Aber diese messbare Zunahme der Dicke der älteren Wände der sich theilenden Zelle bleibt sehr weit zurück hinter der Hälfte der Dicke der neu gebildeten Scheidewand. Dieses Verhältniss spricht sich am deutlichsten darin aus, dass bei Cladophora und Spirogyra in kürzester Frist nach einer Theilung, in der Regel noch vor der nächsten Theilung (auffallende Ausnahmen finden sich nur in Fäden, die im Uebergange zum Ruhezustande sich befinden) die messbaren Unterschiede der Dicke der neugebildeten Scheidewände von der älterer queren Scheidewände des nämlichen Fadens verschwindend gering werden. — Aehnliche Verhältnisse walten ob in Geweben, deren Zellen nach allen drei Richtungen des Raumes hin sich vermehren. In die Augen fallende Differenzen der Dicke älterer und jüngerer Scheidewände zwischen Zellen sind hier nur während und unmittelbar nach einer Zelltheilung sichtbar. Die grosse Mehrzahl der Zellwände, obwohl sehr verschiedenen Alters, zeigt keine wahrnehmbaren Unterschiede der Dicke. So in jungen Embryonen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen, in jungen Anlagen zu Moosfrüchten, an zarten Durchschnitten von Stängelenden und Wurzelspitzen. Wollte man hier eine gleichmässige Dicke der rings um jede Primordialzelle sich ausscheidenden Zellhäute voraussetzen, so müssten Verschiedenheiten, mindestens wie 1:8 in der Dicke der beobachteten Zellhäute vorkommen. Denn die verschiedenen Zellwände eines solchen Gewebes würden unter jener Voraussetzung sehr ungleichwerthige Theile eines complicirten Einschachtelungssystems von Zellhäuten sein, und die Zahl der sie zusammensetzenden Lamellen von Zellhautstoff wäre eine sehr verschiedene. Es ist klar, dass in allen diesen Fällen neue Membransubstanz ganz vorwiegend am Entstehungsorte der neuen Scheidewand sich anhäuft, und dass diese Membranbildung an allen anderen Punkten der Aussenfläche der Primordialzellen hinter dem Maasse der dort stattfindenden weit zurückbleibt. — Sehr ungleich ist auch die Mächtigkeit der neugebildeten Wand im Umfange einer und derselben Zelle an den Pollentetraden der Aussenfläche der Pollinarien von Phajus: sehr dick nach Aussen, den Seitenflächen entlang an Dicke abnehmend, am dünnsten nach Innen.

So wird nachweislich im Umfange einer bis dahin nackten Primordialzelle die Substanz einer festen Membran an verschiedenen Stellen in sehr ungleicher Dicke neu gebildet. Davon ist nur ein Schritt bis zum örtlichen völligen Unterbleiben der Wandbildung. Nicht ganz unbeträchtlich ist die Zahl der Beispiele, in denen an neu gebildeten Primordialzellen eine streng localisirte, auf bestimmte, oft relativ kleine Theile des Umfangs beschränkte Bildung von Zellhaut vorkommt. Bei den mit Scheiden versehenen Oscillatorineen unterbleibt, wie es scheint allgemein, die Bildung fester elastischer Häute an den Querwänden der die Fäden dieser Algen zusammensetzenden Zellen. Diese Querwände bleiben, so lange die Gliederzellen des Fadens nicht aus dem Zusammenhange treten, im Zustande der Hautschichten von Primordialzellen. Nur an den Seitenwänden der Gliederzellen, und an dem freien, zugerundeten Ende der Terminalzellen des Fadens wird Zellhautsubstanz gebildet. — Die den ganzen Faden umgebende, bei vielen der hieher gehörigen Formen beträchtliche Dicke erlangende Scheide aus Zellhautstoff zeigt, je nach den Arten verschieden, mehr oder minder deutliche, zur Längsachse des Fadens concentrische, an dessen Enden kappenförmige Schichtung. Bei Längenwachsthum der Reihe von Primordialzellen, aus welcher das Innere des Fadens besteht, werden diese Zellhautschichten am oberen Ende des Fadens, die äusseren zuerst, eine nach der anderen zersprengt. Sie erscheinen dann als trichterförmige, oben offene Scheiden. So — mit undeutlicher Schichtung — bei Phormidium, mit deutlicherer Schichtung bei Rivu-

laria, Scytonema; mit deutlichster bei Petalonema alatum Grev. (= Arthrosiphon Grevillii Kütz.)[1]) (Fig. 43). — Ein zweites Beispiel strengster Localisirung der Bildung von Zellhautsubstanz bei der Zellvermehrung bieten die Oedogonieen. Wenn eine Zelle von Oedogonium zur Theilung sich anschickt, so erscheint noch vor der Bildung zweier secundärer Zellkerne an der Stelle des primären, nahe unter dem oberen Ende der Zelle der oben (S. 102) beschriebene, der Innenwand angelagerte Ring aus zäher (aber nicht flüssiger), in Wasser sich nicht vertheilender Substanz. Er ist der Stoff für das neu zu bildende Stück Seitenwand der Zelle, welches zwischen die beiden, sehr ungleichen Hälften der ringförmig aufreissenden Mutterzellmembran eingeschoben wird. Das Auge vermag bequem dem Vorgange unter dem Mikroskope zu folgen. Die Dehnung beginnt häufig einseitig, so dass an der Rissstelle der Faden sich knieförmig biegt. Durch nachträgliche gleiche Dehnung der gegenüberstehenden Seite wird dann diese Beugung bald wieder ausgeglichen. Im Momente des Aufreissens der Mutterzellhaut sieht man bisweilen in die ringförmige Ablagerung von Membransubstanz einen Riss bis zu etwa einem Drittel ihres Querdurchmessers eindringen: ein Umstand, der darauf hinweist, dass jene Ablagerung eine vor der Rissstelle scharf zusammengefaltete, membranähnliche dicke Platte ist. Weiterhin erkennt man mit grösster Deutlichkeit, dass die ringförmige Ansammlung von Zellhautsubstanz, indem sie dicht über und unter dem kreisförmigen Risse der Mutterzellhaut fest anhaftet, während der Dehnung der Primordialzellen sich auseinanderzieht, etwa wie ein Stück Kautschuk. Zu je grösserer Länge sie gedehnt wird, desto dünner wird sie. Während der Dehnung ist sie am dünnsten an ihren beiden, dem oberen und dem unteren Stücke der gesprengten alten Zellhaut angehefteten Enden; am dicksten in der Mitte. Wenn durch Dehnung der unteren der beiden neu gebildeten Primordialzellen die Berührungsfläche beider bis zur Höhe des offenen oberen Endes des unteren scheidenförmigen Stückes der Mutterzellhaut gehoben worden ist, beträgt der grösste Durchmesser der Mitte des in Dehnung begriffenen ehemaligen Ringes noch beinahe das Doppelte des Querdurchmessers jedes seiner Enden, und die Gestalt seines optischen Durchschnitts nähert sich dem einer planconvexen Linse. Nunmehr erst streckt sich die obere, bisher kürzere der beiden Primordialzellen zu der Länge der unteren. Dabei wird die zähe

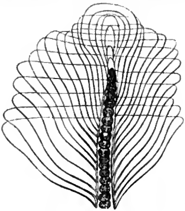


Fig. 43.

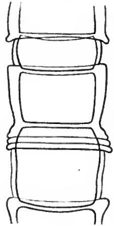


Fig. 44.

Fig. 43. Fortwachsendes Ende eines Fadens des Petalonema alatum Grev. (Arthrosiphon Grevillii), die aufgeblähten und bis auf die jüngsten am Scheitel gesprengten oberen Hälften der Membranen der einzelnen Gliederzellen zeigend.

Fig. 44. Optischer Längsdurchschnitt der Membranen einiger Zellen eines alten sehr dickwandig gewordenen Fadens des Oedogonium gemelliparum. Der Verlauf der unteren Gränzen der Kappen, der oberen Gränzen der Scheiden ist perspectivisch angedeutet. Die Dicke der Querscheidewände zeigt keine Unterschiede, obwohl die zweite von unten auf drei Kappen somit an drei Zellentheilungen betheiligt war, während die Zelle über ihr nur einmal getheilt ist.

1) Grössere Arten von Oscillatoria, z. B. O. princeps, besitzen dagegen feste Querwände zwischen den Gliederzellen des Fadens.

Masse aus Membransubstanz immer mehr in die Länge gedehnt, bis sie endlich ein gleich dickes, im Querdurchmesser die beiden Stücke der alten Zellhaut nicht übertreffendes hohlcylindrisches Membranstück darstellt, welches zwischen der kappenförmigen oberen, und der scheidenförmigen unteren Hälfte der gesprengten Mutterzellhaut eingeschaltet, und der Innenfläche beider dicht neben der Rissstelle angewachsen, die Lücke zwischen beiden völlig ausfüllt. — Unmittelbar nach Emporhebung etwas über das Niveau der Mündung des scheidenförmigen unteren Stückes der Mutterzellhaut bildet sich innerhalb der Berührungsfläche beider Primordialzellen eine dieselben trennende Scheidewand aus festem Membranenstoff (S. 104). Aber an allen übrigen Stellen der Aussenfläche der Primordialzellen unterbleibt die Bildung fester Zellhaut; sie ist streng beschränkt auf die schmale Zone dicht unter dem oberen Ende der Mutterzelle, und auf die Berührungsfläche der zwei in einer Mutterzelle entstandenen Primordialzellen. Der Beweis für diesen Satz folgt aus dem, bei der Zellvermehrung der Oedogonieen ausnahmslos eingehaltenen Verhältniss, dass jede obere Tochterzelle einer gegebenen Mutterzelle eines mehr der kurzen kappenförmigen Stücke der alten Zellhaut trägt, als die Mutterzelle; jede untere Tochterzelle dagegen von einem mehr der scheidenförmigen unteren Stücke der Mutterzellhaut umhüllt ist (S. 103). Nun findet man in den Oedogoniefäden häufig Gliederzellen oder Endzellen, die sehr viele, bis zu zwölfen jener kappenförmigen Stücke am oberen Ende tragen. Hätte eine, wenn auch geringe Zellhautausscheidung rings im ganzen Umfange der Primordialzellen stattgefunden, so müsste die oberste und älteste dieser Kappen, und ganz besonders die Scheidewand, in welche sie ausläuft, merklich dicker sein als die unterste, jüngste Kappe und als die entgegengesetzte, junge Querwand der betreffenden Zelle. Das erste ist nur bei einigen Arten der Gattung, und nur in sehr geringem Maasse; das zweite aber durchaus nicht der Fall[1]).



Fig. 45.

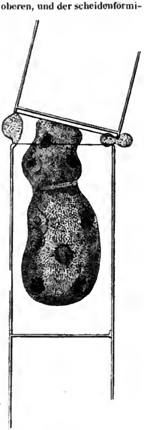


Fig. 46.

Fig. 45. Optischer Längsdurchschnitt der einen Seitenhälfte der Wand einer Zelle des Oedogonium gemelliparum Pringsh., unmittelbar vor dem Aufspringen der Wand mit Kupferoxydammoniak behandelt. *a.* die äusserste, *c.* die innerste Lamelle der Zellhaut, beide nicht quellend. *b.* die mittlere Lamelle derselben, stark aufgequollen. *d.* der Zellstoffring, von elliptischem Querschnitt, die Sonderung in zwei Lamellen deutlich zeigend; von der Einwirkung des Quellungsmittels nur wenig verändert. An dem Kappensystem *e.* am Scheitel der Zelle, sowie an der Scheide *f.* der nächst unteren Zelle ist die Aufquellung der mittleren Zellhautlamelle sehr unbedeutend.

Fig. 46. In Theilung begriffene Zelle des Oedogonium gemelliparum, im Moment des Aufbrechens der Mutterzellhaut mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak behandelt, welches den Ring am Zellhautstoff aufquellen macht, den protoplasmatischen Inhalt contrahirt.

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 16, Anm. Die Beobachtung de Bary's in Bot. Zeit. 1858, Beil. 81), dass in Schwefelsäure aufgequollene solche Kappensysteme einen geschichteten Bau,

Digitized by Google

Die Auffassung aller bisherigen Beobachter der Zelltheilung von Oedogonium, nicht nur die des Entdeckers Pringsheim, auch die de Bary's[1]), welcher v. Mohl beitrat[2]), weicht von der im Vorstehenden gegebenen in dem wesentlichen Punkte ab, dass jene den Inhalt der Mutterzelle vor und während der Theilung im ganzen Umfange Membranenstoff ausscheiden lässt, nur in höherem Maasse an der Stelle, wo der Ring aus Zellhautstoff gebildet wird. Ich vermag nicht, einen thatsächlichen Grund für diese Voraussetzung aufzufinden. De Bary giebt zwar an[3]), die Ringleiste in noch nicht aufgebrochenen Zellen sowohl, als ihr Entwickelungsprodukt (das nun cylindrische Membranstück) zeige deutlich den Uebergang in die innerste Lamelle der Mutterzellhaut. Ich sehe an den betreffenden Stellen nur die Fortsetzung eines und desselben Lichtbeugungssaumes. Die Zellmembranen der mir zu Gebote stehenden Oedogoniumarten zeigen nur nach Anwendung von Quellungsmitteln, wie verdünnte Schwefelsäure, Kupferoxydammoniak, eine Zusammensetzung aus Schichten verschiedener Dichtigkeit, und zwar stets aus nur drei Schichten. Eine mittlere Schicht quillt auf, vorzugsweise in radialer Richtung; die innerste und die äusserste Schicht werden durch diese Quellung passiv gedehnt. Die Quellungsfähigkeit der mittleren Schicht ist am grössten an jungen Membranstücken. Wird eine jüngere, zur neuen Theilung sich vorbereitende Zelle, deren Aufreissen unmittelbar bevorsteht, mit Kupferoxydammoniak behandelt, so schwillt die mittlere Lamelle der Seitenwand bauchig an (*b* in Fig. 45); sie treibt die äussere Lamelle nach aussen, die innere in den Zellraum hinein (Fig. 45, *a* und *c*). In den älteren Theilen der Zellwand, Kappen des Scheitels oder Scheiden des Grundes, ist die Quellung der nämlichen Schicht nur gering (Fig. 45, *e* und *f*), noch geringer an den Querscheidewänden. Der Zellstoffring nimmt an der Quellung nur geringen Antheil (Fig. 45, *d*) offenbar quillt er jetzt mit Kupferoxydammoniak nicht so stark auf, als später. Die Schicht *c* kleidet die Seitenflächen der Zellhöhle continuirlich aus, unter den Kappen und Scheiden sich fortsetzend; von der äussern Lamelle des Zellstoffringes sehe ich sie scharf abgegränzt. — Auch die quellungsfähige Schicht *b* ist in der ganzen Seitenwand zusammenhängend verbreitet; aber jede Kappe oder Scheide hat eine besondere äussere, nicht quellungsfähige Lamelle. Wird einer Zelle im Moment des Aufreissens eine schwefelsäurehaltige Kupferoxydammoniaklösung zugesetzt (die minder quellungserregend wirkt, als eine aus Kupferspänen und Aetzammoniak bereitete), so schwillt nur die Substanz des Zellstoffrings mächtig an, die dichte äussere Lamelle in dem Maasse, dass die Lichtbrechungsdifferenz der beiden Lamellen sofort verschwindet (Fig. 46). Von einem Anschwellen der innersten Lamelle der alten Zellhaut tritt keine Spur hervor, selbst dann nicht, wenn durch Zerdrücken der Zelle der Quellungsflüssigkeit der Weg in deren Innenraum geöffnet wird. — Die Differenzirung der Substanz der neu eingeschalteten Zellhautstücke in eine äussere minder quellende und eine innere, stark quellende tritt noch während der Dehnung des Membranenstücks ein, und wird deutlich, wenn dieses etwa $\frac{1}{3}$ seiner Länge erreicht hat. Die Sonderung einer innersten nicht quellenden Lamelle von der stark quellungsfähigen vollzieht sich aber erst nach vollendetem Längenwachsthum des neuen Membranenstückes.

Die Vorstellung der Beschränktheit der Bildung fester Zellhaut auf umgränzte Stellen der Hautschicht einer Primordialzelle steht in Uebereinstimmung mit der Thatsache, dass die Organisation dieser Hautschicht an verschiedenen Punkten different ist: dass sie namentlich an einzelnen Stellen einen höheren Grad von Dehnbarkeit besitzt als an anderen (S. 15). Die Stellen höherer Dehnbarkeit sind muthmaasslich auch die grösserer Durchlässigkeit für die Lösung des zur Bildung der festen Zellhaut bestimmten Stoffes.

---

eine Zusammensetzung aus so vielen ineinander geschachtelten Schälchen erkennen lassen, als am Rande Ringe vorhanden sind, beweiset nicht gegen die Richtigkeit der obigen Deutung, da die Schichtung einer Membran nachweislich nicht der Ausdruck ihres Wachsthums durch Apposition neuer Lamellen auf eine ihrer Flächen ist, sondern auf Differenzirung der zuvor gleichartigen Membran in Schichten verschiedener Dichtigkeit beruht (§ 26).

1) Abhandl. Senckenberg. Ges. I, p. 39. 2) Bot. Zeit. 1855, p. 719. 3) a. a. O. p. 81.

§ 22.
Wiederholung der Membranbildung an der nämlichen Protoplasmamasse.

Die Ausscheidung einer Zellhaut im Umfange einer bis dahin membranlosen Primordialzelle kann sich nach Verlauf eines kurzen Zeitraumes wiederholen. Eine und dieselbe Protoplasmamasse kann sich mit mehreren, in einander geschachtelten Häuten umgeben. Dieser Fall tritt nur dann ein, wenn die Membransubstanz, welche von dem Protoplasma des Zelleninhalts an seiner Aussenfläche ausgeschieden wird, in auf einander folgenden Zeitabschnitten von verschiedenartiger chemischer Zusammensetzung ist. Dafern die Membransubstanz, welche aus dem Zelleninhalt zunächst in flüssiger Form austritt (S. 147), mit der bereits vorhandenen Zellhaut gleichartige chemische Constitution hat, wird sie von dieser als Material der Massenzunahme, des Flächen- oder Dickenwachsthums verändert. Ist sie dagegen von ihr beträchtlich verschieden, so bildet sie an der Innenfläche der bestehenden Membran eine besondere, dieser nicht adhärirende Schicht, welche früher oder später zu einer besonderen Membran erhärtet.

Dieser Vorgang ist mit Sicherheit nur aus dem Entwickelungsgange von Sporen kryptogamer und von Pollenkörnern phanerogamer Pflanzen bekannt. In weitester Verbreitung tritt er auf bei Bildung der Einzelsporen oder Pollenzellen innerhalb der Specialmutterzellen, und der Tetraden innerhalb ihrer Mutterzellen; in geringerer Verbreitung als Anlegung der inneren Häute der Pollenzellen oder Sporen als selbstständige Membranen nach Bildung der äusseren. Er ist mehrfach mit der Differenzirung einer Membran in Schichten verschiedenartigen chemischen Verhaltens verglichen worden[1]), — mit Unrecht, wie das Folgende zeigen wird. — Den sicheren Ausgangspunkt für die Beurtheilung der hier einschlagenden Verhältnisse liefert die Entwickelungsgeschichte der Sporen der Pellia epiphylla (S. 98). Die Wandverdickungen in Form nach Innen stark vorspringender, dicker Ringleisten, welche sich an den Einmündungsstellen der vier eyförmigen Ausstülpungen der Mutterzelle in deren Innenraum bilden, sind offenbare Analoga der Specialmutterzellenwände, die auch in vielen Fällen als leistenförmige, gegen den Mittelpunkt der Zelle hin langsam wachsende Wandverdickungen auftreten (S. 110). Nur wird bei Pellia die Bildung dieser Wände nicht vollendet. Jede bleibt im Mittelpunkte von einem ziemlich weiten Loche durchbrochen. Innerhalb jeder Ausstülpung der Mutterzelle ballt sich protoplasmatischer Inhalt zu einem eyförmigen Ballen, der in seinem ganzen Umfange mit einer neuen, eigenartigen, der Mutterzellhaut nicht adhärirenden Membran sich umkleidet; auch an der Fläche, welche der Communicationsöffnung der Ausstülpung mit dem Mittelraume der Sporenmutterzelle angränzt. Da auch an dieser Stelle die Sporenhaut gebildet wird, so kann sie nicht als innerste Lamelle der Haut der Mutter- oder Specialmutterzelle betrachtet werden. Die gleichen Erwägungen gelten für die Sporen von Phascum cuspidatum, welche zu kugeligen Massen aus Protoplasma sich ballen, die frei im Raume der Mutterzelle inmitten wässeriger Flüssigkeit schweben, und so, ohne im Contact mit der Mutterzellhaut zu stehen, ihre eigenthümliche Membran bilden[2]). Die Mutterzellen der Pollenkörner bei weitem der meisten Phanerogamen, die der Sporen der grossen Mehrzahl der Gefässkryptogamen und Muscineen theilen sich, als Einleitung zur Sporenbildung in vier, selten mehr Fächer, indem sie im Innern Scheidewände aus einer Substanz bilden, welche derjenigen der Mutterzellmem-

1) So von Schacht, in Pringsh. Jahrb. 2, p. 137. »Den Pollenkörnern fehlt die eigentliche primäre Membran, welche mit den ersten Verdickungsschichten, als Nägeli's Specialmutterzelle wieder aufgelöst« wird. 2) Hofmeister, vergl. Unters. 19, p. 73.

bran gleichartig ist. Diese Fächer sind die Specialmutterzellen [1]). In jeder solchen bildet sich eine, sie völlig ausfüllende neue Zelle durch erneute Wandbildung an der Aussenfläche des protoplasmatischen Inhalts: die Membran der Spore oder des Pollenkorns. Die neue Membran adhärirt auf keiner Entwickelungsstufe der Innenfläche der Wand der Specialmutterzelle. Sie ist vom ersten Auftreten an in ihren mikrochemischen Reactionen, ihrer Quellungsfähigkeit und Dehnbarkeit von ihr verschieden. So übertrifft die Wandsubstanz der Specialmutterzellen die der Sporen an Quellungsfähigkeit sehr bedeutend bei Pteris longifolia [2]) und vielen anderen Farrnkräutern, bei Anthoceros laevis und punctatus [3]), Physcomitrium pyriforme [4]), Equisetum limosum [5]), Psilotum triquetrum (vergl. Fig. 16, *l*, *n* S. 82) [6]). Aehnlich verhalten sich die Specialmutterzellmembranen im Gegensatz zu den Häuten der Pollenkorner bei Juniperus communis, Beotin orientalis. Die Haut der jungen Pollenzelle ist weit dehnbarer als die der Specialmutterzellen bei sehr vielen Phanerogamen. Wenn der Inhalt der jungen Pollenzelle endosmotisch Wasser aufnimmt, wird die Membran derselben expandirt, die der Specialmutterzelle gesprengt. Aus dem Risse gleitet dann die junge Pollenzelle hervor. So bei Althaea rosea und anderen Malvaceen, den Arten von Iris, Cucurbita, Passiflora (Fig. 47). — Abweichungen der mikrochemischen Reactionen der Wände der Specialmutterzellen und der jungen Pollen- oder Sporenzellen sind allgemein verbreitet. Erstere bläuen sich mit Iod und Schwefelsäure oder mit Iodkaliumiod leicht, letztere schwieriger oder gar nicht.

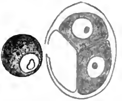


Fig. 47.

Bei der Anlegung von zusammengesetzten Pollenkörnern umgiebt sich der gesammte Inhalt der Pollenmutterzelle mit einer neuen, von der bisher vorhandenen chemisch und physikalisch verschiedenen Membran, bevor die Theilung des Zelleninhalts in vier oder mehrere Tochterzellen eintritt. So bei der Bildung der Pollentetraden der Orchideen, Pyrolae und der Periploca graeca [7]), der vier-, acht- bis vierundsechszigzelligen Pollenkörner von Arten der Gattungen Acacia und Inga [8]).

Die Substanz der Membran mancher Pollenkörner und Sporen reagirt beim ersten Sichtbarwerden als Zellhautstoff (§ 29); sie färbt sich mit Iod und Schwefelsäure mittlerer Concentration blau, und zwar in ihrer ganzen Masse. Später erst differenzirt sie sich in eine äussere, cuticularisirte Lamelle und eine innere Schicht, die den Charakter des Zellhautstoffs behält. Beide Schichten wachsen fortan durch Intussusception in die Dicke. So der Pollen von Najas, Zostera, der darauf untersuchten Abietineen, wie Pinus balsamea, Abies L., Laricio Poir., Larix. Andere Pollenzellen lassen sofort bei der Erhärtung ihrer Wand eine Zusammensetzung derselben aus einer äusseren, cuticularisirten, und einer inneren Zellhautstoffschicht erkennen: so die Tetraden von Phajus Wallichii [9]) (vergl. Fig. 41, S. 149). Auch hier wachsen dann beide Membranlamellen durch Intussusception.

Bei vielen Pollenkörnern und Sporen endlich — wahrscheinlich bei der Mehrzahl derarti-

Fig. 47. Optischer Durchschnitt eines Complexes von vier Specialmutterzellen (in die Durchschnittsebene fallen deren nur drei) des Pollens von Passiflora coerulea, deren jede eine Pollenzelle enthält. Die Pollenzelle unten links hat, in Wasser anschwellend, die Specialmutterzelle gesprengt und tritt aus dem Risse aus.

---

1) Nägeli, zur Entw. des Pollens, Zürich 1842, p. 11.

2) v. Mohl, Flora 1833, Tf. 1 und verm. Schr. Tf. 2, f. 17c.

3) v. Mohl, Linnaea 13, p. 282 u. verm. Schr., p. 89. 4) Hofmeister, vergl. Unters. 74.

5) Sanio in Bot. Zeit. 1856, p. 177; Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 283.

6) von K. Müller wurde, dieses Aufquellens halber, die Sporenmutterzelle als von den Sporen weit abstehende Blase, die Sporenbildung als freie Zellbildung angesehen: Botan. Zeit. 1846, p. 662.

7) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 643 ff. 8) Rosanoff in Pringsh. Jahrb. 4.

9) Hofmeister a. a. O. 649.

Digitized by Google

ger Gebilde — erhält die neu angelegte Membran schon sehr frühe in ihrer ganzen Masse die Beschaffenheit einer Cuticula. Wenn dann der Zelleninhalt an seiner Aussenfläche weitere Membransubstanz von der Cellulose gleichartiger Beschaffenheit aussendert, so wird diese als solche nicht von der cuticularisirten Zellhaut aufgenommen und eingelagert, sondern sie sammelt sich allmälig zu einer zusammenhängenden, messbar dicken, vorerst halbflüssigen Schicht, die weiterhin, oft erst später, zur innersten, aus Zellhautstoff bestehenden Membran des Pollenkorns (der Intine) oder der Spore (dem Endosporium) erhärtet. Diese Schicht ist zusammenhängend auch an den Stellen, an welchen die erst gebildete Membran mancher Pollenkörner, z. B. derer von Mirabilis, unterbrochen und durchlöchert ist. Sie verschliesst diese Löcher: ein weiterer Beweis dafür, dass sie nicht als eine abweichend beschaffene innere Lamelle derselben Membran betrachtet werden kann. Die weiche Beschaffenheit der innersten Membran erhält sich lange z. B. bei den Pollenzellen von Mirabilis Jalapa und longiflora, von Geranium sanguineum [1]), den Sporen von Equisetum limosum [2]) — bei den ersteren erfolgt die Erhärtung der inneren Membran erst nach dem Verstäuben, bei Beginn der Pollenschlauchentwickelung; bei den letzteren erst nach der Ausstreuung der Sporen aus dem Sporangium im Anfange der Keimung. — Ferner bei den Makrosporen der Rhizokarpeen Pilularia und Salvinia, den Makrosporen der Selaginella hortorum Mett. Die Cellulosemembran dieser erhärtet noch vor der Keimung.

§ 23.

Beschaffenheit der neu erhärteten Zellhaut.

Die eben fest gewordene Zellhaut, durch künstliche Zusammenziehung oder durch Austreibung des Zelleninhalts von diesem getrennt, erscheint beinahe allerwärts als eine zarte, durch und durch gleichartige, glasähnlich durchsichtige Membran, in welcher mit den besten optischen und mit chemischen Hülfsmitteln keinerlei feinerer Bau sichtbar gemacht werden kann.

Eine scheinbare Ausnahme von dieser allgemeinen Regel bieten viele Zellenwände, die mit Luft oder Wasser in Berührung treten, sei es sofort bei ihrer Bildung, sei es später. Die Haut solcher Zellen zeigt schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden eine, meist nur mit den vollkommensten Instrumenten wahrzunehmende, feinkörnige Beschaffenheit der freien oder künftig frei werdenden Aussenfläche; und erweist sich bei Behandlung mit die Zellhaut färbenden Reagentien, mit Iod und Schwefelsäure z. B., dort zusammengesetzt aus zwei verschiedenartigen Schichten. Die innere homogene, der jugendlichen Haut eingeschlossen bleibender Zellen in allen Stücken ähnliche, bläuet sich oder bleibt farblos. Die äussere körnige, in welcher Theilchen stärkeren Lichtbrechungsvermögens zwischen Theilchen geringeren Lichtbrechungsvermögens gelagert sind, der Säure kräftiger widerstehende nimmt gelbe Färbung an. Die erstere wird als Zellstoffhaut, die letztere als Cuticula bezeichnet (vergl. § 29).

Es sind namentlich die Schwärmsporen vieler Algen, bei denen die Beobachtung nicht zu entscheiden vermag, ob die Bildung der Cuticula derjenigen der Zellstoffhaut vorausgeht, sie begleitet oder ihr folgt. Dies gilt insbesondere von den durch ihre Grösse und durch den Umstand, dass der Beginn der Membranbildung mit deutlicher Aenderung der äusseren Form zusammenfällt, der Untersuchung am bequemsten sich darbietenden Schwärmsporen die Vaucherien. Die Haut der eben nur zur Ruhe gekommenen und kugelig gewordenen Schwärmspore von Vaucheria sessilis (clavata) oder terrestris, durch Behandlung mit verdünnter Schwefel- oder Salpetersäure oder mit Chlorzinkiod vom schrumpfenden Inhalt getrennt, zeigt bei grosser Zartheit, bald mehr bald minder deutlich, doch stets eine körnige Aussenfläche, die bei längerer Maceration in concentrirter Schwefelsäure als äusserst dünnes Häutchen zurückbleibt, während die von Innen ihr angränzende Schichte verschwindet. Aehnliche Erscheinungen zeigen

1) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 115 ff. 2) Hofmeister, dieselbe Zeitschr. 3, p. 289.

sehr junge, aus der gesprengten Mutterzelle befreite Sporen von Phascum cuspidatum, von Borrera ciliaris, und mit besonderer Deutlichkeit die Haut der Pollentetraden der Orchidee Phajus Wallichii (S. 149).

Das Erscheinen der Cuticula folgt dagegen erst nach geraumer Zeit dem der Zellstoffhäute an den Embryonen der Phanerogamen und höheren Kryptogamen. Dass die Zellmembran der unbefruchteten oder eben befruchteten Keimbläschen, wie die der Zellen des Vorkeims, welcher aus den ersten Theilungen der eben befruchteten hervorgeht, aus einer (so weit sie nicht der Embryosackhaut anhaftet) ziemlich gleich dicken Schicht gleichartiger Substanz besteht, dass sie nie aus Lamellen verschiedenen Verhaltens, oder aus Fasern oder punktförmigen Körpern zusammengesetzt erscheint, ist sicher. Erst das aus Wachsthum und Zellvermehrung des unteren Endes des Vorkeims hervorgehende Embryokügelchen der Phanerogamen zeigt allerwärts eine, oft stark entwickelte Cuticula, die also um vieles später in die Erscheinung tritt, als die von ihr bedeckten Zellstoffschichten der Haut[1]).

Aehnlich verhält sich die zeitliche Aufeinanderfolge der Bildung der zunächst homogenen Zellhäute und des Auftretens einer Cuticula an ihrem an den Aussenflächen solcher Theile der entwickelten Pflanze, welche ursprünglich inneren Geweben angehören, später aber mit Wasser oder Luft in Berührung treten: an der Oberfläche der bleibenden Theile von Wurzeln nach dem Austritt aus den Zellschichten der Wurzelmütze; an Adventivsprossen, die tief im Innern von Organen entstehen. Es ist jenes frühe Auftreten der Cuticula an Schwärmsporen u. s. w. nur eine, sehr frühzeitig, im Momente der Erhärtung der Membran erfolgende, der mannichfachsten Weisen der Differenzirung der Zellhaut zu ihrem Verhalten von einander abweichenden Schichten, auf welche weiterhin zurückzukommen sein wird (vgl. § 26, 29).

§ 24.

Wachsthum der Zellhaut. Flächenwachsthum.

Die Art und Weise, in welcher die Masse der Zellhaut zunimmt, entzieht sich der unmittelbaren Untersuchung. Keine der Beobachtung zugängliche Thatsache deutet darauf hin, dass das Wachsthum der jungen Zellhaut nach den drei Richtungen des Raumes anders erfolge, als durch Intussusception: durch Einlagerung neuer kleinster, direct nicht wahrnehmbarer Theilchen in die Zwischenräume der, optisch nicht erkennbaren, vorhandenen kleinsten Theile der Membran. Dies gilt ausnahmslos von dem Wachsthum der Zellmembran in der Richtung der Fläche[2]). Die Zellwand besitzt auch da, wo sie die stärkste Neubildung, das lebhafteste Wachsthum in die Länge und Breite zeigt (an der Spitze eines kräftig vegetirenden Fadens einer Cladophora oder Vaucheria z. B.), alle bezeichnenden Eigenschaften der Zellwand überhaupt. Sie ist in ähnlicher Weise elastisch, sie leistet der Einwirkung von Wasser, Säuren und Alkalien in gleicher Art Widerstand, wie die älteren Theile der Zellhaut.

Innerhalb einer gegebenen Zeit erfolgt das Wachsthum der Haut einer Zelle in der Regel vorwiegend entweder in die Länge und Breite oder in die Dicke. Zellen, welche die Flächenausdehnung ihrer Wand beträchtlich vergrössern, verdicken währenddem diese Wand nur wenig und umgekehrt.

---

1) Karsten in Bot. Zeit. 1848, p. 731. Dass die Cuticula (Hüllhaut Karsten's) auch den Embryoträger mit alleiniger Ausnahme der Ansatzstelle desselben am Embryosacke überziehe, wie Karsten will, davon konnte ich mich in keinem Falle überzeugen.

2) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 281.

Digitized by Google

Es ist keine Zelle bekannt, deren Haut nicht ein Flächenwachsthum zeigte, nicht im Laufe der Vegetation eine grössere Oberfläche erhielte, als sie bei der Entstehung besass. Auch der Fortpflanzung dienende Zellen, z. B. Mutterzellchen von Samenfäden, Sporen, Pollenkörner sind hiervon nicht ausgenommen Sie alle nehmen nach der Bildung, beziehendlich nach dem Freiwerden aus der Mutterzelle, an Umfang zu, wenn auch oft nur mässig doch merklich.

Beispiele allseitig gleichmässigen Flächenwachsthums der Zellhaut sind nicht häufig. Die Sporen einer Anzahl von Kryptogamen und manche Pollenkörner sind die einzigen bekannten Zellen, welche einen vollen Hauptabschnitt ihres Lebens hindurch die bei der Entstehung empfangene Gestalt beibehalten, obwohl sie an Umfang zunehmen. Dahin gehören polygonale, gleich bei der Bildung die Mutterzelle ausfüllende Sporen (wie u. v. A. die von Anthoceros laevis, Isoetes lacustris, Lygodium scandens, Selaginella Martensii) und Pollenkörner (Oenothera, Geranium, Cephalanthera, Althaea rosea z. B., und sehr allgemein die zu Tetraden oder noch mehr Glieder zählenden Gruppen verbundenen Pollenzellen). — Die bei voller Ausbildung kugeligen Zellen vieler niederer Algen und Pilze (Palmella, Pleurococcus, der Hefe u. v. A.) erhalten diese Form durch ungleichartiges Wachsthum ihrer Membran. Bei ihrer Entstehung durch Theilung einer Zelle oder durch Abschnürung von einer Mutterzelle waren sie von einer ebenen und einer doppeltgekrümmten Fläche begränzt. Auf örtlich stärkerem Wachsthum der Zellhaut beruht nicht minder die Abrundung der scharfen Kanten der meisten, innerhalb eckiger Specialmutterzellen entstandenen Pollenkörner und vieler solcher Sporen. — So zeigt sich schon an diesen einfachsten Zellenformen eine Localisirung des Wachsthums der Membran in Richtung der Fläche. An Zellen complicirterer Formen ist eine relative Bevorzugung des Flächenwachsthums der Haut an bestimmten Stellen, oder die Beschränkung dieses Wachsthums ausschliesslich auf solche Stellen eine ganz allgemeine Erscheinung.

Das örtliche Flächenwachsthum der Zellhaut tritt in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf. Es ist entweder über gürtelförmige Regionen der Zellwandung verbreitet, so dass die gewachsenen Membranflächen zwischen die vorhanden gewesenen eingeschoben erscheinen: intercalares Wachsthum der Zellhaut. Es ist dadurch gekennzeichnet, dass es zwar das Verhältniss des grössten und des kleinsten Durchmessers der Zelle, nicht aber ihre Grundform ändert. Dies der häufigste Fall, für welche jede Streckung der Zellen eines in Längenwachsthum begriffenen Pflanzentheils Beispiele bietet. — Oder die Zellhaut wächst in (meist kreisförmig) umschriebenen Stellen der Art, dass die Intensität der Flächenausdehnung von den Rändern nach einem Punkte im Innern einer solchen Stelle hin stetig zunimmt. Dauert die Neubildung im Centrum der kreisförmigen wachsenden Membranstelle längere Zeit an, während sie von den Rändern her allmälig erlischt, so wird eine aus der halbkugeligen durch die paraboloïdische in die Cylinderform übergehende, auf der Tangente des Entstehungsorts senkrechte Ausstülpung der Zelle gebildet; liegt der Ort intensivsten Flächenwachsthums der Zellhaut excentrisch in der umgränzten Stelle, so ist die Ausstülpung zur Tangente ihrer Ursprungsstelle geneigt. Dies die beiden häufigsten Formen des Spitzenwachsthums der Zellhaut[1]. In anderen Fällen ist der

[1] Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 84.

Ort dauernden Wachsthums der Membran ein bandförmiger Streifen; es bildet sich eine nach aussen vorragende Falte der Zellhaut. Diese Vorgänge vermitteln alle Verästelung, wie die Verlängerung von nur an einem oder zweien Endpunkten wachsender Zellen.

So nicht allein das Längenwachsthum der Spitzen und die Verzweigung aller Fadenalgen und Fadenpilze — einzelliger wie aus Zellenreihen bestehender —, der Haargebilde ober- und unterirdischer Organe, der Pollenschläuche, sondern auch, wiewohl vielfach durch gleichzeitige ähnliche Entwickelung der Membranen unmittelbar benachbarter Zellen verdeckt, diejenige Grössenzunahme der Zellen der Scheitelgegenden der Vegetationspunkte vielzelliger Gewächse, welche die Vermehrung ihrer Zellenzahl einleitet, jeder Zellentheilung voraufgeht. Z. B. die der Scheitelflächen der Endzellen von Stämmen, der Aussenflächen der Anfangszellen vielzelliger appendiculärer Organe. In vielen dieser Fälle ist der Ort stärksten Wachsthums der Membran nicht ein Punkt, sondern eine Linie, die über ganze Systeme von Zellen sich fortsetzt: über einen geschlossenen Ringgürtel des Stammendes bei Anlegung der Blätter der Equiseten, Palmen, vieler Gräser; der Integumente der Eychen, über eine unvollständige Zone des Knospenendes bei Bildung anderer Blätter u. s. f. — Sehr häufig zeigen die Seitenflächen von Epidermiszellen an bestimmten, in den einander benachbarten Zellen regelmässig abwechselnden Stellen ein Spitzenwachsthum, bei welchem die Stelle andauernder Flächenzunahme ein auf der Aussenwand der Zelle senkrechter Strich ist. Die Seitenwände der Zellen werden dadurch knickbogig oder wellenlinig. So bei den meisten Blättern dikotyledoner Gewächse, überhaupt bei in Richtung der Fläche stark entwickelten Organen, bei denen nicht eine der Dimensionen der Ebene ganz besonders bevorzugt ist. Auch beschränkt sich das Vorkommen von Spitzenwachsthum der Zellhaut nicht auf die Zellen der Aussenfläche der Pflanze. Unter den Zellen im Innern geschlossener Gewebe sind es vor Allen die Holz- und Bastzellen, welche durch das Ineinanderschieben der sich immer mehr zuspitzenden oberen und unteren Enden, oft auch durch ihre Verästelung und durch das häufige, von Verschiebung und Zerstörung angränzender Zellen begleitete Eindringen in benachbarte Gewebe ein solches Wachsthum zu erkennen geben. Geschlossene Massen von Holz- und Bastzellen bestehen in Vegetationspunkten aus einem Gewebe mit flachen, nahezu horizontalen queren Wänden. Die Zuschärfung der Enden erfolgt, indem an bestimmten, dem Seitenrande der zwei übereinander stehende Zellen trennenden Querscheidewand nahen Stellen der Endflächen Spitzenwachsthum eintritt. In der unteren Zelle ist dasselbe nach oben gerichtet; an einer anderen jener fernsten Stelle der Querwand geht das Spitzenwachsthum der oberen Zelle nach unten. Ist die Stelle intensivsten Flächenwachsthums der Querwände eine Linie, so werden die Zellenenden keilförmig zugeschärft, so z. B. die Zellen des Camhium und Holzes der Rübe von Apium graveolens, des Stammes der Aeschynomene paludosa. (Die Linie stärksten Wachsthums steht in allen diesen Fällen zur Stammachse radial). Ist der Ort intensivsten Flächenwachsthums ein Punkt, so werden unten die Endflächen der Zellen konisch oder pyramidal zugespitzt: so bei der grossen Mehrzahl von Holz- und Bastzellen. Besonders leicht lässt sich dieser Vorgang in den fortwachsenden Stammenden von Farrnkräutern mit dicken, aus Bastzellen zusammengesetzten Gefässbündelscheiden beobachten[1]). Die Zellen, deren Enden in solcher Weise sich zuspitzen, werden als Prosenchymzellen von den breit endenden Parenchymzellen unterschieden. In den parenchymatischen Zellen trifft der grösste Längsdurchmesser der Zelle in rechtem oder wenig spitzem Winkel beiderseits mitten auf Zellwände; in prosenchymatischen in den Scheitelpunkt der Innenwölbung der pyramidal oder konisch verjüngten Zellenenden, oder auf die Innenkante jener unter spitzem Winkel einander schneidenden Membranen.

Die Zellen des Cambium der Laub- und Nadelhölzer erhalten sehr frühe schon die prosenchymatische Beschaffenheit, ausgenommen diejenigen, welche als Mutterzellen von Markstrahlenzellen functioniren. Die cambialen Zellen differenziren sich von dem ihnen angrän-

1) Hofmeister in Abh. K. Sächs. Ges. d. Wiss. V, Tf. III, f. 15. 16.

zenden Gewebe dadurch, dass sie während der Längsstreckung der aus dem Knospenzustande hervortretenden Internodien in der Theilung durch Querwände hinter jenen zurückbleiben. — Schon während dieser Längsstreckung schärfen sich ihre Enden zu. Nach Vollendung des Langenwachsthums der Internodien zeigen sie ganz allgemein auf dem Tangentialschnitte Zuspitzung beider Enden. Der Längendurchmesser der cambialen Zellen ist bei verschiedenen Holzgewächsen sehr verschieden: ihre Gestalt aber in allen Fällen derjenigen der ausgebildeten Holzzellen ähnlich, in vielen ihr gleich [1]. Der letztere Fall tritt besonders dann ein, wenn die Cambiumzellen eine sehr langgestreckte Form besitzen; so bei Coniferen. Aber selbst bei diesen zeigen die Enden der Bastzellen ein ansehnliches Spitzenwachsthum. Und ein ebensolches Spitzenwachsthum der Holzzellen, mindestens der bastähnlichen ist allgemein bei den Holzpflanzen mit kurzen Zellen des Cambium, wie namentlich den Leguminosen. — Auch die Zellen des oberen und unteren Randes der Markstrahlen zeigen in weiter Verbreitung ein Wachsthum, welches unter den Begriff des Spitzenwachsthums der Wand fällt, nur dass der Ort intensivster Flächenzunahme der Wand eine Linie ist: die obere Kante der Zellen, bei denen des oberen Randes der Markstrahlen, die untere bei denen des unteren. In allen von mir darauf untersuchten Fällen sind die Markstrahlen im Cambium niedriger, meist auch schmäler, als im Holze, und noch grösser ist der Unterschied ihrer Dimensionen, namentlich auch der Breite, im Cambium und in der secundären Rinde. Am schlagendsten tritt dieses Verhältniss bei Cupressineen und Juniperineen hervor. Im Cambium der Juniperus virginiana zeigt der tangentiale Durchschnitt der Markstrahlen eine Zusammensetzung aus nur einer oder zweien superponirten Zellen und eine sehr geringe Höhe; im Holze wächst die Zahl der Zellen bis auf 8, die Höhe des Markstrahls bis auf das Doppelte; in der secundären Rinde jene Zahl rasch auf 10, diese Höhe fast auf das Vierfache. Auch bei Laubhölzern walten analoge Verhältnisse ob, wie nachstehende Tafel zeigt. Es beruht auf dem Eintritt longitudinalen Wachsthums der Markstrahlen, dass dieselben auf radialen Durchschnitten in der cambialen Region mehr oder weniger tief eingeschnürt erscheinen. Diese Abnahme des Längendurchmessers ist zwar in keiner der mir bekannten Abbildungen ausgedrückt, sie ist aber durchwegs vorhanden. Sie ist von beiden Seiten, vom Holze und von der Rinde her, eine sehr plötzliche, wenn Holzer unseres Klimas während der Winterruhe untersucht werden. Denn zu dieser Zeit besteht das cambiale Gewebe aus einer einzigen Zellschicht, dem Cambium in engstem Sinne. Die von dieser Ringschicht centripetal als Holz, centrifugal als Rinde abgeschiedenen Gewebe haben sich, was Flächenwachsthum der Membranen betrifft, bis dicht an den dünnen Cambiummantel zu Holz- oder Rindenzellen entwickelt. Diese Markstrahlen der Rinde wie des Holzes verlaufen mit parallelen oberen und unteren Kanten bis dicht an das Cambium, und die Einschnürung des Markstrahls beschränkt sich auf die eine Zellschicht des Cambium. Sie wird deshalb leicht übersehen. Um so augenfälliger zeigt sie sich an radialen Durchschnitten, die während des energischesten Dickenwachsthums von Achsen unserer Holzgewächse angefertigt wurden. — In den älteren Theilen der secundären Rinde wird das longitudinale wie das transversale Wachsthum der Markstrahlen excessiv. In Folge jenes treten übereinander stehende Markstrahlen häufig zu Längsreihen zusammen. Die Zunahme der Ausdehnung der Rindenmarkstrahlen in transversaler Richtung zieht die Maschen des Netzes aus Bündeln von Bast- und dünnwandigen gestreckten Zellen der secundären Rinde in die Breite, — so bei Fagus; — oder indem zu ihr auch Wachsthum und Vermehrung dünnwandiger gestreckter Zellen sich gesellt, wird die regelmässige Anordnung der Gruppen gestreckter Zellen zwischen den Markstrahlen zur Unkenntlichkeit zerstört: sehr frühe schon bei Cinchona und bei Viburnum Lantana, später erst bei Quercus u. A.

---

1) Die weitverbreitete Ansicht, die Zellen des Cambium seien nicht an den Enden zugespitzt, und erst nach dem Hervortreten aus dem cambialen Zustande erlangten Holz- und Bastzellen prosenchymatische Form (vgl. z. B. Schacht, Lehrb. 1, p. 229, 231) ist thatsächlich unrichtig.

Maasse in Mikromillimetern von Gewebeelementen der Stämme einiger Holzgewächse.

(Die gemessenen Organe sind stets dem nämlichen Querschnitt desselben Stammes oder Astes entnommen).

	Robinia Pseudacacia, 7jähriger Ast.	Fagus sylvatica, 49jähriger Stamm.	Quercus pedunculata, 5jähriger Ast.	Viburnum Lantana, 4jähriger Ast.	Cinchona Calisaya, Ast von 2 Cm. Durchmesser.	Juniperus virginiana, 8jähriger Ast.
Mittlere Länge der Cambiumzellen	201,4	443	528,2	239	786,6	1541,8
Mittlere Länge der gefässähnlichen Holzzellen	308	—	—	1479 Max. 1526	—	2020
Mittlere Länge der bastähnlichen Holzzellen	301,4	533,3; Max. 986,6	742, Max. 1030	— —	1819,8	—
Mittlere Länge der Gefässzellen des Holzes	205	404,3	—	645,6	—	—
Mittlere Länge der Gitterzellen der jungen secundaren Rinde . .	242,8	520	—	—	—	—
Mittlere Länge der Bastzellen der jungen secundaren Rinde . .	798	—	1292	403	1152,6	2183; Max. 2624
Maximale Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im Cambium	321	437	178,6	338,2	466,2	49,3
Maximale Breite des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im Cambium	41,8	76	14,4	17,1	56,7	14,4
Mittlere Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im jungen Holze	376,2	519,6	285	567	630	95
Mittlere Breite des tangentalen Durchschnitts eer Markstrahlen im jungen Holze	43,7	77	19	37,8	75,6	19
Mittlere Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen in der jungen secundären Rinde	342	942	468	504	744	172,3
Mittlere Breite des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen in der jungen secundären Rinde	57	66	31,5	76	75,6	26,6

Auch innerhalb geschlossener Gewebe kommen Verästelungen von Zellen vor, die auf dem Eintritt ortlichen Spitzenwachsthums der Membran seitlicher Flächen von Zellen beruhen. So die zwei- bis achtarmigen verzweigten Zellen der Luftlückenwände in den Blättern der Nymphaeaceen[1]), die zwei- bis dreiarmigen Bastzellen im Marke der Rhizophora Mangle[2]), die viel- und krausverzweigten, wenig in die Länge gestreckten Zellen der secundären Rinde von Pinus Picea L.[3]), die ästigen Bastzellen im Blatte von Thea viridis, Camellia japonica[4]). Auch die Enden der langgestreckten, weiten Bastzellen derselben Tanne, sowie die Bastzellen der Rinde der Cinchonen, des Viburnum Lantana und die dickwandigen Zellen im Marke von Menispermum canadense sind nicht selten verzweigt. Den höchsten Grad der Verzweigung erreichen diejenigen Zellen (Bastzellen oder bastähnliche), welche zu anastomosirenden Milchsaftgefässen sich ausbilden. Gestreckte Zellen im Innern geschlossenen Parenchyms treiben apicale und laterale Ausstülpungen, welche zwischen die Wände angränzender Zellen sich eindrängen, häufig aufeinandertreffen und an solchen Berührungsstellen die trennenden Membranen verschwinden lassen, so dass die von Milchsaft erfüllten Innenräume in Communication treten[5]).

Spitzenwachsthum der Haut zeigen ferner häufig die an weite Gefässe angränzenden engeren Zellen des Holzes dikotyledoner Bäume[6]) unsers Klimas wie der Tropen (z. B. an der Malpighiacee Banisteria nigrescens)[7]), und auch tropischer Kräuter, z. B. Ipomaea tuberosa L., indem sie unter Umständen die dünnsten Stellen der von der Höhle des Gefässes sie trennenden Wand zu einer in jene hinein sich ausdehnenden umfangreichen Aussackung, einer **Thylle**, entwickeln. Desgleichen die Endmembranen der Zellen von Zygnemaceen, namentlich von Spirogyren, die oft, an einer ringförmigen Stelle stark in die Fläche wachsend, Einstülpungen der Membran bilden, die eine Strecke weit ins Innere des Zellraums reichen. Nicht selten werden dann die äusseren Schichten der Zellhaut an der Verbindungsstelle zweier Zellen des Fadens durch das Dehnungsstreben dieser eingestülpten Querwände gesprengt und die Zellen vereinzeln sich[8]). Endlich auch der Embryosack vieler Phanerogamen (Personaten, Loaseen, Santalaceen u. A.) in dem Hervortreiben blinddarmähnlicher Ausstülpungen seiner Haut; in nicht wenigen Fällen auch durch die Bildung linearer, selbst ringförmiger Falten in der Nähe des Punktes, wo der Pollenschlauch auf seine Aussenfläche traf (Scrophularineen, Campanulaceen)[9]).

---

1) Meyen Phytotomie, Berlin 1830, Tf. 4, f. 1—13. Die Entwickelung beginnt oft vor Ausbildung der Luftlücken.

2) Schleiden, in Wiegmann's Archiv 1839, I. Tf. 6, f. 10, 11; Beitr. z. Bot. Tf. 2, f. 23, 24.

3) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 6, f. 18, 19. Die Mehrzahl der mit ihren Auszweigungen in einander geschränkten, zu länglichen Platten vereinigten Zellen ist stärker verzweigt, als die dort abgebildeten. Es kommen gelegentlich auch völlig unverzweigte parallelepipedische Zellen darunter vor.

4) Mirbel u. Payen in Mém. acad. Paris, 22, Tf. 7, 8.

5) Unger, Annalen des Wiener Museums, 3, 1. Anhang. — Schacht in Bot. Zeit. 1850, p. 579. Schacht's Nachweisung wurde seitdem allgemein bestätigt: vergl. insbesondere Hanstein, Die Milchsaftgefässe, Berlin 1864. — Vor 1850 war die Meinung weit verbreitet, alle oder doch viele Milchsaftgefässe seien Intercellularräume, durch Auseinandertreten von Zellwandungen entstanden: so z. B. Anonymus in Bot. Zeit. 1846, p. 833.

6) Bot. Zeit. 1845, p. 241 (Anonym.).

7) Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen in Abh. Berl. Akad. 1847. Tf. 6, f. 9.

8) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1839, 1, p. 286, Beitr. z. Bot., p. 79.

9) Tulasne in Ann. sc. nat. III. S. XII. Hofmeister in Pringsheim's Jahrbücher, 1, p. 142, und in Abhandl. Sächs. G. d. W. 5, p. 535.

§ 25.

Wachsthum der Zellhaut in die Dicke, centripetales Dickenwachsthum.

Jede pflanzliche Zellmembran nimmt nach ihrer Anlegung an Dicke zu, ihr Durchmesser senkrecht auf die Fläche wächst. Die Beobachtung zeigt, dass diese Zunahme kaum irgendwo in der ganzen Masse der Membran gleichmässig erfolgt. In dieser Beziehung sind zunächst zwei Modificationen der Verdickungsweise pflanzlicher Zellhäute zu unterscheiden. Entweder geschieht die Vergrösserung des Querdurchmessers der Haut nach dem Mittelpunkte der Zelle hin. Die Zellwand erscheint nur an ihrer inneren Fläche an Masse gewachsen, nicht an der äusseren. Das Dickenwachsthum der Membran ist centripetal, es führt zur absoluten oder relativen Verkleinerung des Zellraums. Oder im umgekehrten Falle erfolgt die Verdickung der Zellwand in centrifugaler Richtung, unter Beibehaltung oder Zunahme der ursprünglichen Ausdehnung des Zellraums. — Die Verengerung desselben wird auch bei centripetalem Dickenwachsthum durch gleichzeitige Flächenausdehnung der Zellmembran häufig völlig verdeckt. Die Verkleinerung der Zellhöhlung ist dann nur relativ. Zur Entscheidung der Frage, ob in solchem Falle die Zellmembran in ihrer ganzen Masse, oder innerhalb bestimmter Schichten an Dicke zugenommen habe, bedarf es der Feststellung des Orts der äusseren Umgränzung der Zellhaut vor dem Beginn der Verdickung. Die zur Bestimmung der ursprünglichen Aussenfläche einer Zellhaut erforderlichen festen Punkte geben bei zu Geweben verbundenen Zellen die Gränzen der nachbarlichen Zellwände, deren äusserste Schichten sehr häufig ein eigenartiges Lichtbrechungsvermögen, oder besondere mikrochemische Reactionen besitzen, bei freien Zellen die von der Substanz der sich verdickenden inneren Schicht sehr frühe schon unterscheidbare Cuticula, und wo diese fehlt (bei Pollenmutterzellen z. B.) die durch den Entwickelungsgang vieler solcher Zellen bedingten scharfen Ecken und Kanten des äusseren Umrisses. Die zweifelhaften Fälle der Verdickung einer Zellhaut von durchgehends gleichartiger Masse, einer Verdickung während deren weder der Zellraum sich verkleinert, noch sich abrundet, müssen bei dem ungleich häufigeren Vorkommen centripetaler Verdickungsweise der Wand der Analogie halber dieser Form des Dickenwachsthums zugerechnet werden. Dies centrifugale Dickenwachsthum, die Zunahme der Masse der Zellhaut an ihrer Aussenfläche, kann nur da mit Sicherheit aus den Erscheinungen erschlossen werden, wo auf dieser Aussenfläche Hervorragungen sich bilden; ein Vorgang, der nur an freien Aussenwänden von Zellen bekannt ist.

In der überwiegenden Mehrzahl von Zellen mit verdickter Haut erfolgt das centripetale Dickenwachsthum der Membran nur während deren frühester Jugend im ganzen Umfange gleichmässig. Bei vorrückender Entwickelung der Zelle verlangsamt es sich oder erlischt es an bestimmten Stellen der Zellhaut, während es an den Uebrigen noch fortdauert. — Ganz allgemein ist die Erscheinung, dass die centripetale Verdickung der Zellwand darauf hinwirkt, den Innenraum der Zelle abzurunden, der Kugelform zu nähern; ein Bestreben das in einzelnen Fällen (in den Pollenmutterzellen der Liliaceen, Irideen z. B.) bei sehr unregel-

mässig vieleckiger ursprünglicher Gestalt der Zellen vollständig, anderwärts annähernd erreicht wird (z. B. in den Zellen des Eyweisskörpers der Kiefern am Schluss der ersten Vegetationsperiode, in den Sporenmutterzellen der Pellia epiphylla[1]); aber auch da wo es minder scharf hervortritt durch stärkere Verdickung der Ecken und Kanten polyëdrischer Zellen bildenden Wandtheile sich zu erkennen giebt. In den Ecken und Kanten wächst die Zellhaut offenbar in centripetaler Richtung stärker in der Dicke, als auf ihren Flächen, und die Intensität des Dickenwachsthums nimmt vom Mittelpunkt jeder Fläche aus nach deren Kanten stetig zu.

Neben und in diesen, sehr allmälig in die dickeren Stellen der Wandung übergehenden minder verdickten Regionen der Zellhaut findet sich überaus häufig in den ein höheres Alter erreichenden Zellen eine weit schärfer ausgeprägte Localisirung des Dickenwachsthums der Haut. Bestimmte ganze Flächen werden weit vorwiegend oder ausschliesslich verdickt. So die Aussenflächen fast aller Epidermiszellen, die Aussen- und Seitenflächen Vieler (z. B. der Blätter von Aloë), die Innenflächen einiger (Blätter von Billbergia zebrina, Bromelia Ananas[2]), Früchte von Cyperaceen[3]). Oder die Verdickung ist innerhalb der einzelnen Flächen der Zelle auf eng umgränzten Stellen sehr verlangsamt oder völlig unterbrochen. Ist die Wandstelle, deren Verdickung unterbleibt, relativ klein, so erscheinen die verdickten Wände durchzogen von engen, einfachen Kanälen (T ü p f e l k a n ä l e), oder besetzt mit weiteren rundlichen Vertiefungen (T ü p f e l n), welche im einen wie im anderen Falle bis auf die äusserste, dünne Schicht der Zellhaut reichen: g e t ü p f e l t e Z e l l e n. Wenn in Zellwänden, die ein beträchtliches Dickenwachsthum besitzen, die Richtungen der geringsten oder unterbleibenden Verdickung gruppenweise mit grosser Neigung zur Zellenfläche convergiren, so stellt sich eine solche Gruppe von nicht verdickten Stellen als ein von Innen nach Aussen v e r ä s t e l t e r Tüpfelkanal dar, wenn die Zellwand ein bestimmtes Maass der Dicke erreicht hat. Die Neigungswinkel der Richtungen, in denen die Verdickung unterbleibt, sind in manchen Fällen veränderlich. Sie können zeitweilig dem Parallelismus mit der Zellhautfläche sich nähern oder ihn erreichen. Schneiden sich dann zwei solche Richtungen, so entstehen Anastomosen der Tüpfelkanäle. Wenn die nicht verdickten Stellen der Zellwand, stark in die Breite gezogen, quer über eine der Flächen der Zellen von einer Kante zur anderen reichen, so erscheinen die verdickten Stellen der Wand als parallele, in den Kanten der Zelle durch Längsleisten verbundene Querleisten: T r e p p e n z e l l e n. Sind die leistenförmigen Wandverdickungen (die sogenannten Fasern zu einem Netze angeordnet, so schliessen dessen Maschen die nicht verdickten Stellen, die Tüpfel der Zellhaut ein: N e t z f a s e r z e l l e n. Die localen Wandverdickungen treten auch auf in Form eines, oder mehrerer paralleler, schraubenlinig aufsteigender, der Wand angesetzter Leisten: S p i r a l f a s e r z e l l e n; oder endlich geschlossener paralleler Ringe: R i n g f a s e r z e l l e n; oder einem gegebenen Durchmesser der Zelle paralleler Leisten: L ä n g s f a s e r z e l l e n.

Auch bei den Tüpfel-, Treppen- und Netzfaserzellen ist die Anordnung der

1) Hofmeister, vergleichende Untersuchungen.
2) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842, p. 411; und verm. Schr., p. 265.
3) Fenzl in Abhandl. Wiener Akad., m. n. Cl. 8, Tf. 3, f. 10.

unverdickten Stellen der Zellwand häufig eine schraubenlinige. Dieses Verhältniss pflegt um so deutlicher hervorzutreten, je mehr die Zelle nach einer Richtung vorwiegend verlängert ist. Die Tüpfel sind in solchen Fällen in Richtung der Schraubenlinie in die Breite gezogen, der Art, dass jeder der die Wandverdickung durchsetzenden Kanäle nach der Innenfläche der Zellwand hin zugleich von oben her zusammengedrückt, und seitlich stark erweitert erscheint. Die Tüpfel haben an ihrer Mündungsstelle in die Zellhöhle die Form von Spalten, die nach aussen hin zu konischen Kanälen sich verengern. Es ist ein hier und da nicht seltenes Vorkommen, dass die Mündungen zweier, selbst mehrerer neben einander liegender Tüpfel zu einer einzigen solchen Spalte vereinigt sind, während die engeren Fortsetzungen der Tüpfel getrennt durch den äusseren Theil der Zellwand verlaufen[1]. Die Wendung jener Schraubenlinie ist in der grossen Mehrzahl der spiralfaserig verdickten Zellen einer und derselben Pflanze die nämliche, meist rechtsumläufig. Doch erleidet diese Regel häufige Ausnahmen. Nicht allein ist oft in einzelnen Zellen die Schraubenlinie durchweges derjenigen der übrigen Zellen entgegengesetzt gewunden, sondern sie zeigt auch bisweilen in sehr gestreckten Zellen in verschiedener Höhe entgegengesetzte Wendung; ein Fall, der in den Spiralgefässen von Cucurbita Pepo, Impatiens Balsamina, Tradescantia virginica u. A. nicht allzu selten ist[2]. Die Schraubenlinien dagegen, in welche die spaltenförmigen Tüpfel von prosenchymatischen Zellen geordnet erscheinen, sind in der grossen Mehrzahl der beobachteten Fälle linksumläufig: so in den Holzzellen von Nadel- und Laubbäumen, den Bastzellen baumartiger Monokotyledonen, den gestreckten Rindenzellen von Equisetum limosum[3].

Die Spiralfaserzellen gestatten, vermöge der Anordnung der verdickten Stellen ihrer Zellhaut zu leicht übersichtlich verlaufender Curve mit Leichtigkeit die nähere Betrachtung der räumlichen Verhältnisse der ihrer Innenwand angesetzten Leisten. Ein Querabschnitt der Zelle zeigt entweder ein einziges, oder mehrere einander parallele Schraubenbänder. Der erstere Fall ist der gewöhnliche für enge Spiralfaserzellen und Gefässe; der zweite, insbesondere die Mehr- als Zweizahl der Bänder kommt nur bei den weiteren hieher gehörigen Bildungen vor. Ist nur ein Band vorhanden, so läuft es an den Polen der Zelle (als solche die Punkte betrachtet, in welchen die Achse der Schraubenlinie die Zellwand schneidet) mit verjüngtem, selten verbreiterten Ende aus. So in den Elateren der Früchte von Frullania dilatata, Aneura pinguis, den Blattzellen von Sphagnum cymbifolium, die Spiralfaserzellen der Sporangienwand von Equisetum[4]). — Zwei Schraubenbänder stellen in der Regel, indem sie nahe den Polen der Zelle umbiegen, und die unmittelbare Fortsetzung der Faser den aufsteigenden Windungen gleichumläufig und parallel wieder absteigt, eine zusammenhängende Schlinge, ein Schraubenband ohne Ende dar, so sehr anschaulich in den Spiralfaserzellen des Blattparenchyms von Vanda coerulea, Liparis foliosa, Oncidium divaricatum und vieler anderer Orchideen[5]), in den Schleuderzellen der Früchte von Jungermannien[6]), in einzelnen Zellen des Holzes von Taxus baccata. Seltener endigen sie mit spatelförmigen Verbreiterungen, so die Elateren (verdickte

1) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842, p. 16; und vermischte Schriften, p. 280.

2) v. Mohl in Flora 1839, p. 680; und vermischte Schriften, p. 288.

3) Sanio in Linnaea, 39, 1857, p. 118. Anm.

4) v. Mohl in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. p. 180.

5) Die Abbildungen Meyen's (Pflanzenphysiol. I, Tf. III, f. 20) und Schacht's (Pflanzenzelle Tf. VII, f. 9) sind in Bezug auf den Faserverlauf nicht hinlänglich genau; die Meyen'sche in einzelnen Stücken unrichtig; die Schacht's an der entscheidenden Stelle unvollständig.

6) Gottsche in N. A. A. C. L. 20, p. 1, Tf. 17, D.

Digitized by Google

Streifen der Specialmutterzellen der Sporen) der Equiseten[1]). Die Vier- und Mehrzahl der schraubenlinigen Leisten hat oft ihren Grund in der, meist nahe an den Polen der Zellen erfolgenden Spaltung (unter Umständen der wiederholten Spaltung) eines auf- und absteigenden ununterbrochenen Bandes. An den Polen der Zelle hängen die verdickten Streifen der Zellhaut zu einer dicken Platte zusammen, deren Durchmesser senkrecht auf die Membranenfläche indess meist geringer ist, als das der schraubenlinigen Leisten, aber grösser, als das der dünnen Streifen zwischen diesen. So in den Zellen der grossen Spiralgefässe der Gefassbündel der Gräser, in den Faserzellen einiger Antherenwandungen[2]).

Aber diese Regelmässigkeit findet nicht überall statt. Sowohl in kürzeren Spiralfaserzellen kommt es ab und zu vor, dass eine schraubenlinige Leiste mitten auf einer der Seitenflächen plötzlich endet, eine andere beginnt[3]); — weit öfterer noch, dass eines in zwei oder auch mehr Aeste gespalten erscheint. Findet diese Bildung sich zu vielen Malen in der nämlichen Zelle, und verlaufen solche Aeste der Leisten zu anderen Windungen derselben, mit diesen verschmelzend, so kommen Mittelformen zwischen Spiral- und Netzfaserzellen zum Vorschein, wie sie im Holze von Isoëtes lacustris, in den Samenschalen von Scrophularineen, in Gefässen des Bluthenschafts von Hyacinthus, in den Gefassbündeln der schwarzfaserigen brasilischen Palme Iriartea exorrhiza?) öfters sich finden. — In den der Stammesachse nächsten Spiralgefässen der Gefässbündel ist es ein häufiges Vorkommen, dass das Schraubenband an eine Ringfaser sich anschliesst, deren Einschiebung seinen weiteren Lauf unterbricht. Das Gefäss ist von hier ab entweder durchaus Ringgefäss, oder es hebt weiterhin der Lauf einer neuen, der vorigen gleichwendigen (in seltenen Ausnahmen gegenwendigen) schraubenlinigen Faser an; — sei es von einem der Ringe aus oder frei von einem beliebigen Punkte mitten auf der Seitenwand der Zelle. Derartige Erscheinungen zeigen mehr oder minder häufig ziemlich alle darauf untersuchten Pflanzen; besonders deutlich Cucurbita Pepo, Hyacinthus orientalis, Tradescantia virginica und andere Commelynaceen.

Langsfaserzellen dagegen zeigen überall ein strenges Einhalten der typischen Richtung der unter sich parallelen verdickten Längsstreifen der Wand. Auch hier kommen die drei Fälle der Endigung der verdickten Streifen vor, welche bei Spiralfaserzellen eintreten: die Längsleisten verlaufen nur über die Seitenflächen der Zelle, und endigen plötzlich an den Endflächen: so in der Zellschicht unter der Epidermis der Samenschale von Cucurbita Pepo, in den Wandzellen der Antheridien von Characeen[4]), in den Faserzellen sehr vieler Antherenwände[5]), in den chlorophyllreichsten Blattzellen der Kiefern[6]) und von Cycas revoluta (hier besonders deutlich). Sie setzen sich eine Strecke weit auf die Scheitelfläche der Zellen fort und endigen hier plötzlich in der Faserzelle anderer Antherenwände[7]), in vielen der Zellen, deren Wandverdickungen die Peristomzähne der Laubmoose darstellen[8]). Sie erhalten sich zum Theil so, zum Theil verlaufen sie continuirlich über die Scheitelfläche der Zellhaut, um an der gegenüberliegenden Seite wieder herabzusteigen in den Faserzellen der Antherenwand von Digitalis purpurea, Populus alba, Hemerocallis fulva[9]). Sie gehen, sämmtlich parallel, quer über die Scheitelwand hinweg und steigen auf der gegenuberliegenden Wand

1) v. Mohl in Flora 1833, Tf. 1 u. verm. Schr. Tf. 2, f. 6, 7.

2) vgl. Purkinje, de cellulis anther. Breslau 1830, Tf. 3 (Fritillaria), 9 (Antirrhinum).

3) v. Mohl, Flora 1839, p. 684 u. verm. Schr. p. 289.

4) Fritzsche üb. d. Pollen, Tf. 1, 2.

5) Purkinje a. a. O. Tf. 1. (Calla, Arum), Tf. 5. (Asarum, Laurus,, 7. (Lantana) u. v. A.

6) Meyen, Pflanzenphysiol. 1, Tf. 6, f. 17; Hartig, Naturgesch. forstl. Culturpfl. Tf. 18, f. 15—17. Diese Leisten sind weder Faltungen, noch zapfenförmige Vorsprünge der Membran, wie Sanio will (Bot. Zeit. 1860, p. 198 Anm.). Den Anschein von Faltungen verdanken sie einer Differenzirung der Masse in zwei Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens. Das Gleiche gilt von den Leisten der Wandzellen der Antheridien von Characeen.

7) z. B. Purkinje a. a. O. Tf. 4 (Didymocarpus, Pentstemon), Tf. 15 (Corydalis), Tf. 18 (Cetrus). 8) Lantzius-Beninga, in N. A. A. C. L. 22, 2, T. 59—63.

9) Purkinje a. a. O. Tf. 4. 5. 9.

Digitized by Google

hinab in den gleichen Zellen von Amygdalus nana, Cornus mascula zum Theil auch in denen von Aesculus Hippocastanum[1]. In den männlichen Zellen von Scrophularia sambucifolia, Linum flavescens, Vicia oroboides vereinigen sie sich sternförmig im Mittelpunkt der Scheitelfläche[2]. Das Centrum der Strahlen dieses Sterns hat eine verdünnte Stelle bei Cereus speciosus[3]. Die Leisten der Seitenwände gehen in die verdickte Endfläche über, welche von netzähnlich gestellten Tüpfeln durchbrochen ist bei den Epidermiszellen des Samens von Viola odorata[4]; in die gleichmässig verdickten Endflächen bei Pisum sativum[5].

Für Netzfaser, Treppenfaser und getüpfelte Zellen ist der Zusammenhang der verdickten Stellen der Zellhaut selbstverständlich. Alle diese Verhältnisse sind für die Zerlegung des Dickenwachsthums der Zellhaut in Einzelvorgänge nicht ohne Bedeutung (vergl. § 26).

In weiter Verbreitung tritt die Erscheinung auf, dass verschiedene Stellen der Wand einer und derselben Zelle abweichende Formen der Verdickung zeigen. In sehr vielen Zellen ist die Beschaffenheit der von Lücken unterbrochenen Wandverdickung verschiedener Art da, wo die Zellwand mit den verschiedenartig verdickten Membranen von Nachbarzellen zusammengränzt. Diese Beeinflussung der Wandverdickungsform durch die angränzenden Organe tritt am wenigsten bei geschlossen bleibenden Spiral- und Netzfaserzellen hervor. Die Leisten ihrer Innenwände sind in der Regel gleichmässig über alle Flächen der Zelle verbreitet; als ein endloses Netz in den Netzfaserzellen der Samenschale von Pedicularis und Cucurbita Pepo z. B., als einfache oben und unten endende schraubenlinige Leiste oder als mehrere parallele solcher Leisten in Specialgefässen, als schraubenliniges Doppelband ohne Ende in den grossen Zellen des Blattparenchyms von Liparis foliosa, als viele parallele endlose Schraubenbänder in den Zellen der Wurzelhülle von Orchideen; gleichviel ob von aussen Zellen der verschiedensten Gewebeformen angränzen. Eine interessante Ausnahme sind die Spiralfaserzellen der zweitinneren Zellschicht der Blattoberseite von Pleurothallis ruscifolia, die an ihren Berührungsstellen mit der Mittelzelle einer der Gruben der Oberhaut statt der schraubenlinigen Leisten der übrigen Wand in netzförmigen Leisten verdickt sind[6]. — Auch in den grossen und kleineren Treppenzellen der Gefässbündel von Farrnkräutern (von Pteris aquilina z. B.) ist die Verdickungsweise allseitig gleichartig.

Um so beträchtlicher sind die Verschiedenheiten der Verdickungsform anderer Gefässwände. In den Längsreihen von Netzfaser-, Treppen- und Tüpfelzellen in den Gefässbündeln der Phanerogamen, welche durch spätere Durchbrechung der queren Scheidewände zu continuirlichen Röhren sich umbilden, werden diese Querwände in einer von der der übrigen Wandung weit abweichenden Form verdickt. Sie erhalten entweder einen einzigen, den grösseren Theil der Fläche einnehmenden kreisrunden, oder eine Anzahl in einer (selten mehreren) Reihe liegender, meist breitgezogener umfangreicher Tüpfel. Beispiele für den ersten Fall sind Quercus Robur, Cassytha filiformis, Cucurbita Pepo, Paulownia imperialis. Für den zweiten Vitis vinifera, Betula alba, Fagus sylvatica, die schwarzfaserigen, von Drechslern häufig verarbeiteten brasilischen Palmenstämme (von Iriartea exorrhiza?). Die dünn gebliebene Membran innerhalb des Tüpfels verschwindet früher; der Tüpfel bildet sich zu einem Loche

1) a. a. O. Tf. 1, 15, 16. 2) a. a. O. Tf. 3, 7, 12. 3) a. a. O. Tf. 13.
4) a. a. O. Tf. 15. 5) Pringsheim in Linnaea 21, 1848, Tf. 5.
6) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1838, Tf. III[c], und Beitr. z. Bot. Tf. I, fg. 9. 10.

Digitized by Google

um. — Die Tüpfel der Seitenwandungen der Gefässe sind an Grösse und Form weit verschieden, da wo sie an Markstrahlen-, und da wo sie an Holz- oder andere Gefässzellen gränzen. Bei Acacia lophantha, Sophora japonica findet ein solcher Unterschied nur zwischen den Berührungsstellen der Gefässwände mit Markstrahlenzellen einerseits, mit Holz- und Gefässzellen andrerseits statt[1]. Häufiger aber hat die Gefässwand dreierlei verschiedene Formen von Tüpfeln; so im Holze von Betula, Alnus, Populus, Quercus[2].

Die Beeinflussung der Art des Dickenwachsthums einer Zellhaut von angränzenden Zellen aus zeigt sich ferner in der allgemeinen Erscheinung, dass die Tüpfel zweier mit einander verwachsenen Zellmembranen genau auf einander treffen. Die nicht verdickten Stellen der Wände zweier an einander stossender Zellen decken sich; nehmen correspondirende Räume der verwachsenen Seitenflächen beider Zellhäute ein. Es folgt hieraus, dass die Tüpfelkanäle dickwandiger Nachbarzellen, deren Einmündungen in den Zellraum tangentalschiefe Spalten darstellen, in der Richtung dieser Spalten einander entgegengesetzt sind; dass die Spalten, von der Fläche gesehen, sich kreuzen. So bei den behöften Tüpfeln vieler dickwandiger Holzzellen, besonders deutlich an denen von Taxus baccata, Salisburia adiantifolia[3], Cinchona Calisaya; bei den spaltenförmigen, hoflosen Tüpfeln der Bastzellen vieler Monokotyledonen: sehr ausgeprägt z. B. bei denen der Gefässbündel des Blüthenschaftes der Eucomis regia. Es ist ein weiterer Ausdruck des nämlichen Verhältnisses die Erscheinung, dass Tüpfel nie auf solchen Stellen der Zellhaut vorkommen, an welche von aussen die Zellmembranen anstossen, durch die zwei Nachbarzellen getrennt werden. In Zellen mit sehr breitgezogenen Tüpfeln (Treppenzellen oder Treppengefässen) erstreckt sich ein Tüpfel nur so weit in die Breite, als die Wandfläche, auf welcher er sich befindet, an die Zellenhöhle einer Nachbarzelle gränzt. Die Stellen der Innenfläche der Zellhaut, welche den Berührungskanten der Aussenfläche mit den Wänden zweier Nachbarzellen entsprechen, verdicken sich in dem nämlichen Maasse, wie die Stellen zwischen den Tüpfeln: sehr deutlich bei den Treppenzellen der Gefässbündel der Farrnkräuter. Im Wesentlichen gleichartig ist die Vertheilung der behöften Tüpfel in den weiteren Gefässen von Monokotyledonen und Dikotyledonen. Breite tüpfellose Streifen zeigen auf deren Wandfläche das Netz der angränzenden Zellen. — Eine ursächliche Bedingung der Tüpfelbildung kann in diesen wechselseitigen Beziehungen darum nicht gesucht werden, weil Tüpfel auch auf den freien Aussenflächen von Oberhautzellen in der Luft vegetirender Pflanzentheile vorkommen: so in denen der Blätter der Gräser, der Cycas revoluta[4], der Kiefern[5], in den Haaren der jungen Zweige der Pinus balsamea.

In manchen Fällen ist die Verdickungsform der nämlichen Wandstelle in verschiedener Dicke der Zellhaut von zweierlei Art. Die Wände vieler der chlorophyllleeren Zellen der Blätter und der Stängelrinde von Sphagnum[6], der Holzzellen von Taxus baccata und anderen Taxineen[7], Viburnum Lantana, Evo-

---

1) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842; u. verm. Schriften, p. 282.
2) Derselbe, ebend., 16, u. p. 277. 3) Derselbe in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 16, 32.
4) Derselbe in Linnaea 16, 1842, Tf. 15, f. 1, Tf. 16, f. 29 u. verm. Schr. Tf. 9, f. 1, Tf. 10, f. 29.
5) Meyen, Pflanzenphysiol. 1, Tf. 6, f. 17; Hartig, Naturg. forstl. Culturpfl. Tf. 30. f. 3.
6) v. Mohl, verm. Schr., p. 294. 7) Derselbe in Bot. Zeit. 1844, p. 324.

Digitized by Google

nymus atropurpureus und anderen Arten dieser Gattung, Sambucus nigra[1]), Ilex aquifolium, Philadelphus coronarius[2]), Cytisus Laburnum, die Gefässzellen der kleinen Gefässe des Holzes von Clematis Vitalba, Morus alba, die der grösseren solcher Gefässe von Daphne Mezereum, Passerina filiformis, Bupleurum arborescens, Genista canariensis; aller Gefässe des Holzes von Tilia parvifolia, Aesculus Hippocastanum, Acer Pseudo-Platanus, Cornus alba, Ilex aquifolium, Crataegus oxyacantha, Prunus Padus[3]), Helleborus foetidus[4]), Vitis vinifera u. A. besitzen eine von Tüpfeln durchsetzte verdickte Zellhaut; — von wenigen grossen, die später zu weiten Löchern werden bei Sphagnum, von zahlreichen kleinen bei den übrigen genannten Zellformen. Auf der Innenseite der getüpfelten Wandfläche springen schraubenlinige oder Ringleisten in die Zellenhöhle vor. Diese Leisten erscheinen bei Taxus baccata und Viburnum Lantana als Verdickungen einer zusammenhängenden innersten Lamelle der Zellhaut, welche die getüpfelte Schicht auskleidet und in deren Tüpfelkanäle sich senkt. Dieses Verhältniss tritt besonders deutlich bei Behandlung zarter Längsschnitte mit Schwefelsäure hervor, welche die getüpfelte Schicht schneller auflockert als die innerste. Die Unabhängigkeit dieser von jener giebt auch darin sich zu erkennen, dass die Windung der in den Zellraum vorspringenden schraubenlinigen Leiste sehr häufig derjenigen Curve entgegengesetzt ist, in welche die Tüpfel geordnet, und der entsprechend sie breit gezogen sind. So bei Taxus, Viburnum, Evonymus: die schraubenlinige Leiste ist meistens (nicht immer) rechts-, die Anordnung der Tüpfel linksumläufig. — Die Beobachtung zeigt unzweifelhaft, dass bei Taxus baccata das Auftreten der Tüpfel dem der schraubenlinigen Leisten vorausgeht[5]). Die Tüpfel sind in der jugendlichen Holzzelle zu einer Zeit vorhanden, zu welcher noch keine Spur der schraubenlinigen Leisten sichtbar ist. — Aber auch da, wo die Form der Unterbrechung der Wandverdickung einer centripetal wachsenden Zellhaut wesentlich die nämliche bleibt, ändern bei längerer Dauer solchen Wachsthums die Stellen grösster Intensität desselben ihre Anordnung. Ein sehr einfacher solcher Fall ist der, dass auf einer bestimmt umgränzten Stelle der Zellwand das centripetale Dickenwachsthum der Zelle nachlässt, und dass sodann innerhalb der Fläche des dadurch entstehenden flachen Tüpfels an verschiedenen Orten ein Stillstand der Wandverdickung eintritt, während dieselbe zwischen diesen Orten noch fortdauert. Dies die Entstehung der Gittertüpfel auf den Wänden der Gitterzellen: flachen Vertiefungen der Innenfläche der Zellhaut, innerhalb deren eine Anzahl engerer Vertiefungen sich befindet[6]). Die Gittertüpfel sind meist rundlich (stumpfeckig bei Bignonien); ihre Vertiefungen polygonal bei Cucurbita, rundlich bei Coniferen, Crassula, Datura. Die Vertiefungen der Gittertüpfel der Endflächen der Gitterzellen von Cucurbita, Ricinus, Datura verwan-

1) v. Mohl a. a. O. p. 338. 2) Sanio in Linnaea 29, 1857, p. 119, Anm.
3) v. Mohl in Linnaea 16, 1842, p. 12 u. verm. Schr., p. 278.
4) Schleiden, Grundzüge, 2. Aufl. I, p. 230.
5) Vergl. v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 325. — Schleiden's entgegengesetzte, irrthümliche Angabe (Flora 1839, p. 21; Beitr. z. Bot. 91), scheint auf der Untersuchung von Holzzellen des innern Theils des ersten Jahresrings junger, noch krautartiger Sprossen zu beruhen. In diesen kommen Tüpfel gar nicht oder nur sehr sparsam vor.
6) Siebporen in Siebröhren, Hartig, Naturg. forstl. Culturpfl., p. 18 und Erkl. der Tf. 50; Gitterzellen v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 877.

Digitized by Google

deln sich im Laufe der Entwickelung in offene Löcher[1]. Weiter gehört hieher das schon oben (S. 168) berührte Verhalten solcher Tüpfelkanäle, deren peripherischer Theil cylindrisch oder konisch, deren Einmündung in den Zellraum aber spaltenförmig gestaltet ist. Die Orte mindest intensiven centripetalen Dickenwachsthums der Zellhaut werden während des Fortschreitens der Wandverdickung der Art verschoben, dass die Verlangsamung dieser Verdickung von der Innenöffnung des Tüpfelkanals aus in zwei einander entgegengesetzten tangentalschiefen Richtungen immer weiter greift, während in zu diesen senkrechten Richtungen die innersten Schichten der Membran auch parallel der Fläche an Ausdehnung gewinnen, und so den kürzeren Durchmesser der spaltenförmigen Innenöffnung des Tüpfelkanals verkleinern. Der Vorgang vollzieht sich vielfach sehr rasch, so dass die Tüpfel selbst wenig dicker Zellhäute in ausgezeichnetster Weise die Kreisform des Tüpfelendes, die Spaltenform der Innenmündung des Tüpfels zeigen. So z. B. die Tüpfel der ziemlich dünnwandigen Bastzellen des Blüthenschaftes der Eucomis regia. Bei Cassytha filiformis scheint in gewissen Zellen nach Verdickung der Wand mit spaltenförmigen, linksumläufig geordneten Tüpfeln eine weitere centripetale Verdickung mit rechtswendig ansteigenden, mit den vorigen sich kreuzenden Tüpfelspalten zu folgen. Betrachtet man einen solchen Tüpfel an durch Maceration vereinzelten Zellen von oben, so bemerkt man rundliche Tüpfel, welche von zwei sich kreuzenden, rechts- und linkswendig aufsteigenden Spalten gebildet werden, von denen die rechtswendige in den Zellraum mündet[2]. — Weit auffälliger noch ist die Verschiebung der Stellen grösster und geringster Intensität des centripetalen Dickenwachsthums von Zellhäuten bei der Bildung solcher Tüpfel, die mit einfacher Oeffnung in den Innenraum der Zelle einmünden, innerhalb der Wand aber sich verzweigen, um erst dicht an der äussersten Lamelle derselben zu enden. Sie sind nicht selten in Parenchymzellen mit stark verdickten Wandungen. So in den Zellen der braunen harten Gewebsmassen im Stamme von Alsophila speciosa[3], in denen des Endosperms von Phytelephas macrocarpa[4], den dickwandigen Zellen des Markes der Stengel von Hoya carnosa[5], in den steinigen Concretionen der Quitten und Winterbirnen[6], in den Gruppen dickwandiger Zellen der Rinde vieler dikotyledoner Bäume, z. B. Fraxinus excelsior, in der Spindel des Fruchtstandes von Magnolia grandiflora[7], in der Steinschale der Früchte von Amygdaleen u. s. w.

Die Anlegung solcher verzweigter Tüpfelkanäle wird dadurch vermittelt, dass eine Gruppe von Stellen der Wand, deren Verdickung unterbleibt, mit den Richtungen der geringsten Intensitäten des Dickenwachsthums nach einem, zwischen dem Mittelpunkt der Zelle und der Innenfläche der sich verdickenden Wand gelegenen Punkte hin convergiren, wobei diese Richtungen mehr und mehr derjenigen eines Radius der Zelle sich nähern, je mehrere von ihnen sich schnitten, je mehrere der aus ihrem Vorhandensein resultirenden Tüpfelkanäle zusammentraten. Ein vielverästelter Tüpfelkanal wird als eine Gruppe so vieler einzelner Tüpfel angelegt als der letzte, bis zur äussersten Lamelle der Zellhaut reichende Endigungen besitzt. Allmälig, während des vorschreitenden Dickenwachsthums der Haut, treten gegen einander

1) Nägeli, Sitzungsb. Münchener Akad. 1864, 9. Fbr.; Hanstein, die Milchsaftgefässe, Berlin 1864, p. 23. 2) Sanio in Linnaea 29, (1857), p. 129, Anm.

3) Meyen, Pflanzenphysiologie I, Tf. I, f. 7.

4) Payen in Mém. p. div. Savants 8, Tf. 1, f. 4. 5) Mohl in Bot. Zeit. 1844.

6) Meyen a. a. O. f. 11. 7) Schleiden, Grundzüge, 2. Aufl. Bd. 1. p. 1. Tf. 1, f. 21, 22.

convergirende Tupfelkanäle zusammen: meist paarweise. Sehr leicht lassen sich die verschiedenen Stufen dieses Entwickelungsganges in Internodien verschiedenen Alters der Hoya carnosa beobachten, wenn man mit der Untersuchung sehr junger solcher Internodien beginnt. Es ist klar, dass in jeder der Aussenfläche parallel gedachten Schicht der Zellmembran die Orte des unterbleibenden Dickenwachsthums andere Stellen einnehmen müssen, dass die Richtungen dieser Ortsveränderungen gegen die Zellwand geneigt sind und dass die Neigung während des Vorschreitens des Dickenwachsthums der Zellwand steigt, endlich dass das Wachsthum der Zellwand nur an oder innerhalb ihrer innersten, sehr dunnen, Lamelle stattfinden kann. Je weiter der Process vorschreitet, auf einen je kleineren Theil der Fläche der Zellhaut beschrankt sich das Unterbleiben des Dickenwachsthums.

Eine ähnliche Einschränkung der Nichtverdickung der Zellwand auf engere Räume kann in Tüpfeln einer centripetal in die Dicke wachsenden Zellhaut dadurch stattfinden, dass während der Tüpfelbildung in der sich verdickenden Wand deren Flächenausdehnung sich vergrössert, dass innere Lamellen der Zellhaut auch in Richtung der Fläche wachsen, den Querschnitt des Tüpfelkanals dadurch verkleinernd, und dass nach dieser Verengerung des Tüpfels das centripetale Dickenwachsthum der Haut zunächst gleichmässig fortdauert. So entstehen Tüpfel mit erweiterten Enden, und engeren Einmündungen in den Zellraum. Derartige Tüpfel finden sich, in je zwei Nachbarzellen nach demselben Punkte der Berührungsfläche der beiden Zellenhäute gerichtet und durch die äusserste Lamelle der Zellhaut getrennt, bei den Endospermzellen von Phytelephas macrocarpa[1]), und von Phoenix dactylifera[2]). In weitester Verbreitung kommt der gleiche Vorgang vor bei der Bildung der behöften Tüpfel der gefässähnlichen Holzzellen, der Gefässe und gewisser Parenchymzellen. Ausgebildete solche Tüpfel führen als enge Kanäle aus dem Zellraume in einen linsenförmigen Hohlraum, der das Aussehen hat, als sei er durch das Auseinandertreten der Wände zweier aneinandergränzender Zellen entstanden. Sie werden angelegt, indem kreisrunde oder ovale, selten sehr breitgezogene Stellen der Zellhaut, von relativ beträchtlichem Durchmesser, hinter dem centripetalen Dickenwachsthum der übrigen Wandfläche zurückbleiben. So entstehen zunächst flache, grosse Tüpfel. Bei weiterer Verdickung der Zellhaut wächst die innere, an Dicke zunehmende Schicht derselben auch in Richtung der Fläche, so dass sie mit vorstehendem Rande über die Vertiefung der Tüpfel übergreift. Der vorstehende Rand nimmt rasch an Breite zu. Die Richtung seines Wachsthums ist dabei nicht der Zellhautfläche genau parallel, sondern von ihr divergirend. Der vorspringende Saum gestaltet sich zu einer Wölbung von Form des Abschnitts eines Kugelmantels, die über der dünn bleibenden Stelle der Zellmembran sich erhebt, und an ihrer Scheitelstelle von einer immer enger werdenden Oeffnung durchbrochen ist[3]). Holzzellen und Gefässzellen, deren Wände nach so weit gediehener Ausbildung des behöften Tüpfels noch erheblich in die Dicke wachsen, verdicken auch die gewölbte Decke des Tüpfelhofes in der Richtung senkrecht auf deren dem Innenraume der Zelle zuge-

---

1) Payen, Mém. ac. sc. Paris, sav. étr. T. 9, Tf. 1, f. 3, 4, 12.

2) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 9, f. 13.

3) Derselbe, de maculis etc. Bonn 1860, 7; Dippel in Bot. Zeit. 1860, p. 330. — Die Ansicht, es sei jener über den ursprünglichen Tupfelraum gewölbt vorspringende Saum eine Falte der inneren Schicht der Zellhaut, entbehrt des thatsächlichen Grundes. Die leichte Quellung seiner Mittelschicht in Macerationsflüssigkeiten ist keiner (vgl. § 27, 29).

wandten Fläche. Dabei pflegt die oben (S. 168) erwähnte neue Verschiebung und Ortsänderung der Stellen intensivsten Dickenwachsthumes der Zellmembran zu erfolgen. Der Tüpfelkanal, welcher mit kreisrunder oder doch minder breit gezogener Form in den Tüpfelhof einmündet, wird von oben und unten her zusammengedrückter, je weiter er gegen den Mittelpunkt der Zelle sich verlängert, und dabei in einer schrägen (in Bezug auf die Zellenachse meist linkswendig aufsteigenden) Richtung spaltenförmig in die Breite gezogen[1]. Wo Zellen mit behöften Tüpfeln an einander gränzen, da bilden die weiteren peripherischen Endigungen der beiden Tüpfelkanäle zusammengenommen einen biconvex linsenförmigen Raum, in dessen Aequatorialebene eine Scheidewand verlauft: die nicht verdickten Stellen der verwachsenen äussersten Lamellen der Membranen beider Zellen. Diese Scheidewand verschwindet weiterhin, so dass die Höhlungen der benachbarten Zellen vermittelst der behöften Tüpfel unmittelbar communiciren. Die Resorption der Scheidewand erfolgt oft erst spät, nach Monaten, und es geht ihr häufig eine Zunahme der Flächenausdehnung der Scheidewand voraus, vermöge dessen sie sich wölbt und der einen Innenfläche des Tüpfelhofes sich anschmiegt, die Mündung des Tüpfelkanals in denselben verschliessend. Behöfte Tüpfel von Holz- und Gefässzellen, welche in solchen Flächen der Zellhaut sich bilden, die gegen Zellen mit nicht behöften Tüpfeln gekehrt sind, z. B. gegen Markstrahlenzellen, bleiben dauernd geschlossen. Die dünne Stelle der Zellhaut, welche das erwartete Ende des Tüpfelkanals von dem Raume der Nachbarzelle scheidet, wird nicht verflüssigt[2].

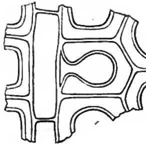


Fig. 48.

Fig. 48. Transversaler Durchschnitt einer an eine Markstrahlenzelle angränzenden Holzzelle aus der Wurzel von Pinus silvestris mit behöftem Tüpfel. Zur Linken der Raum der Markstrahlenzelle. Die Membranlamelle, welche ihr und der Holzzelle gemeinsam ist, verschliesst den Hof des Tupfels.

1) Die obenstehende, mit den neueren Angaben Schachts übereinstimmende Darstellung des Entwickelungsganges behöfter Tüpfel beruht auf Beobachtungen, die ich an Holzzellen der Wurzel von Pinus silvestris und Strobus, sowie an Gefässen des Ricinus communis und der Robinia Pseudacacia machte, welche aus den jüngsten Tochterzellen des holzbildenden Cambium sich entwickelten. Namentlich die Flächenansicht der Wände der Gefässe der letztgenannten beiden liess mir keinen Zweifel über die allmälige Erhebung des gewölbten Ringsaumes über die unverdeckt bleibende rundliche Stelle der Zellmembran, welche zunächst noch nicht durchbrochen und aufgelöst wird. Ich hebe dies mit besonderer Bezugnahme auf die von Sanio (Bot. Zeit. 1860, p. 197) gegen Schachts Darstellung gemachten Einwürfe hervor. — An Durchschnitten des jungen Holzes von Coniferen geben die an Markstrahlenzellen gränzenden Tupfel von Holzzellen die klarsten und überzeugendsten Bilder.

2) Die Ermittelung nicht nur der Entwickelung, auch des Baues der behöften Tüpfel gehört zu den schwierigsten Aufgaben histologischer Untersuchung. Das im Text erwähnte Angeschmiegtsein der Scheidewand des Tüpfelhofes an eine der Wände desselben ist eines der am öftersten an zarten Durchschnitten klar erkenntlichen mikroskopischen Bilder. Die Ansicht v. Mohl's, dass der linsenförmige Hof gegen den Tüpfel beiderseits durch eine Membran abgeschlossen sei (Abh. Münch. Ak. 1, 1831, p. 445; Linnaea 6, 1831, p. 593 u. verm. Schr.,

Digitized by Google

Im Wesentlichen mit der Entwickelung der behöften Tüpfel übereinstimmend ist diejenige der grossen Tüpfel der Endflächen der Gefässzellen, welche weiterhin, frühe schon, zu offenen Löchern werden. Die Uebereinstimmung ist fast vollständig bei Ephedra, wo diese Tüpfel auf den schrägen Endflächen der Gefässzellen in grösserer Zahl vorkommen, und von den kleinen behöften Tüpfeln der Seitenflächen sich nur durch beträchtlicheren Umfang und weite Oeffnung der Tüpfelkanäle unterscheiden[1]. Bei den weiten Tüpfeln der Endflächen der Gefässe dikotyledoner Holzgewächse springt der Rand des Tüpfels nur sehr wenig über die zeitig verschwindende unverdickt bleibende Stelle der Zellhaut vor: sowohl bei den Gefässendflächen mit einer Längsreihe breitgezogener Tüpfel, wie Vitis, Corylus, Betula, Platanus, als auch bei denen mit einzigem kreisrunden Tüpfel, wie Quercus, Fraxinus, Paulownia. Immerhin aber ist die Aehnlichkeit der Gestaltung mit derjenigen der behöften Tüpfel der Seitenwände mindestens angedeutet, und auch nach Durchbrechung der die beiderseitigen Tüpfel trennenden Membran noch kenntlich in dem Vorhandensein einer um die Innenfläche der Oeffnung verlaufenden Ringfurche[2].

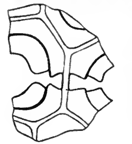


Fig. 49.

In manchen Pollenkörnern kommt eine centripetale Verdickung der Membran vor, welche der Bildung behöfter Tüpfel insofern gleichartig beschaffen ist, als im Umkreise bestimmter im Dickenwachsthum zurückbleibenden Stellen der Zellwand (es sind die für den Austritt der Pollenschläuche bestimmten Stellen) eine Zunahme der Masse derselben in zur Fläche geneigter Richtung erfolgt, wodurch eine über jene Stelle übergreifende ringförmige Verdickung der Membran hervorgeht. So im Pollen der Oenothereen[3] und der Geraneen[4].

Eine plötzliche und oft beträchtliche Verengerung erleiden die jeweiligen Einmündungen der Tüpfelkanäle in den Zellraum dickwandiger Parenchym- und

Fig. 49. Querschnitt der getüpfelten Stelle der Wände zweier an einander gränzender Bastzellen. Aus einem jungen lebendigen Stamme der Caryota urens. Die Kanäle sind in den dichteren Schichten der Wand verengt, in den minder dichten erweitert.

p. 268, Linnaea 16, 1842, p. 1 u. verm. Schr., p. 272) dürfte auf die Uebertragung des an einer Seite des Tüpfelhofes klar erkannten Verhältnisses auch auf die andere Seite beruhen. Die Mohl'sche Auffassung war fast zwei Jahrzehende lang von den Phytotomen allgemein angenommen, mit einziger Ausnahme Hartig's, welcher fortgesetzt und mit grösster Bestimmtheit hervorhob, dass er nur den einen beider Eingänge in den Tüpfelhof geschlossen finde (Hartig, Beitr. z. Entwickelungsgesch. Berlin 1843, p. 17; Bot. Zeit. 1862, p. 294). Doch hat Hartig selbst schon frühe das Offensein beider Eingänge des Tüpfelraumes in altem Holze abgebildet (Naturgesch. forstl. Culturpfl. Berlin, Tf. 18, f. 13. 14 — das betreffende Heft erschien um 1843). — Den Nachweis des Offenseins alter behöfter Tüpfel führte bereits 1852 Rossmässler durch Röstung von dünnen Längsschnitten zwischen Glasplatten. Dabei bräunen sich die Zellwände, verkohlend, selbst in den dünnsten Lamellen, die Poren aber erscheinen dann durch ihre Farblosigkeit deutlich als Löcher (Rossmässler, Mikroskop. Blicke etc. Leipzig 1852).

1) v. Mohl, Linnaea 16, 1831, p. 593 u. verm. Schr. p. 268; am letzten Orte ausgeführte Zeichnungen auch des Durchschnitts senkrecht auf die Fläche.

2) Schacht a. a. O. p. 9; Dippel in Bot. Zeit. 1860, Tf. 9.

3) Nägeli, Entwickelungsgesch. d. Pollens, Tf. 2, f. 4.

4) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 5.

Bastzellen einiger Pflanzen durch gesteigertes Flächenwachsthum der innersten Schicht der Zellwand dann, wenn diese Schicht einen relativ hohen Grad der Dichtigkeit der Substanz gewinnt. Diese Verengerung kann sich, nach vorausgegangener Erweiterung der Einmündung des Tüpfelkanals in die Zellhöhlung, während ferneren Dickenwachsthums mehrere Male wiederholen: so oft als ein Wechsel an Dichtigkeit sehr verschiedener Schichten der Zellhaut eintritt. In minder dichten Schichten wird der Querschnitt des Tüpfelkanals grösser, in dichteren kleiner. Ein Tüpfelkanal, welcher eine dicke mehrfach geschichtete Zellwand durchzieht, ist in jeder festeren Lamelle derselben etwas eingeschnürt, in jeder weicheren etwas erweitert. So in den Bastzellen der Chinarinden [1], der primären Rinde von Acer Pseudoplatanus, des Stammes der Caryota urens (Fig. 51), den harten Zellen der Fruchtschale von Celtis australis, den steinigen Concretionen der Winterbirnen.

Dasselbe Verhältniss erscheint in den Bastzellen der peripherisch gelegenen Theile der Gefässbündel alter Stämme der Caryota urens erheblich gesteigert. Im Längsdurchschnitt der Membranen von Bastzellen dieser Palme, welche lebenden **jungen** Stämmen entnommen sind, stellt sich die Einmündung des Tüpfelkanals in den Zellraum als eine trichterartige Erweiterung von Form einer schiefen Spalte dar (Fig. 50). Bastzellen aus alten (todten) Stämmen zeigen (abgesehen von Corrosionen der Wand, welche durch die Vegetationsthätigkeit von Pilzen verursacht sind, vergl. § 28c, tiefe Einschnürungen der trichterförmigen Tüpfelkanäle regelmässig da, wo dieselben eine dichtere Lamelle der geschichteten Zellhaut durchsetzen (Fig. 51) [2].



Fig. 50.

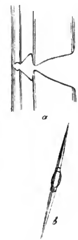


Fig. 51.

Wenn nach Anlegung von Tüpfeln in einer sich verdickenden Zellhaut die Richtungen grösster und geringster Intensität des ursprünglich auf der Zellfläche senkrechten Wachsthums der Art sich ändern, dass sie zeit-

Fig. 50. *a.* Optischer Längsdurchnitt einer getüpfelten Stelle der Wand einer durch den Schnitt freigelegten Bastzelle aus einer **lebenden** jungeren Pflanze von Caryota urens. Der Tüpfel erweitert sich nach dem Zellraum hin trichterförmig. *b.* Flächenansicht eines solchen Tupfels. Die Erweiterung nach dem Zellraume hin stellt sich als ein langgezogener Spalt dar, dessen Breite hinter derjenigen des peripherischen Endes des Tupfelkanals zurückbleibt.

Fig. 51. Optischer Längsdurchschnitt einer getüpfelten Stelle der Wand einer Bastzelle aus dem peripherischen Theile eines alten, todten Stammes von Caryota urens. Der Tüpfelkanal zeigt drei trichterförmige Erweiterungen und plötzliche Einschnürungen. *b.* Flächenansicht eines solchen Tüpfels.

1) Nägeli in Sitzungsber. Münch. Akad. 1864, 9. Juli, Tf. 5, f. 56.

2) Schacht, der erste Beobachter dieses Verhältnisses (Bot. Zeit. 1850, 697), will selbst diese stellenweise Erweiterung des Tüpfels als eine durch Pilzvegetation veranlasste Zerstörung der Wandsubstanz deuten (Schacht in Pringsh. Jahrb. 3, 443). Dies scheint mir zuweit gegangen. Zwar zeigte das von mir untersuchte junge lebende Exemplar von Caryota urens nur einfache Erweiterungen der Tüpfelkanäle nach Innen, nicht wiederholt an einander gereihte

Digitized by Google

weilig dem Parallelismus sich nähern, und wenn sie dabei eine zu mehreren, über die Zellfläche vertheilten Punkten strahlende Anordnung einhalten, so entstehen Tüpfelkanäle mit seitlichen, der Zellhautfläche parallelen oder wenig gegen sie geneigten Auszweigungen. Schneiden sich dabei zwei der Richtungen unterbleibenden Dickenwachsthums, so bilden sich Anastomosen der Tüpfelkanalzweige innerhalb der Zellwand. Derartige Fälle sind selten, doch bestehen deren zwei unzweifelhafte. Die harte Testa der Samen von Bertholletia excelsa (der sogenannten Paranüsse) zeigt zunächst unter der relativ dünnwandigen Epidermis eine Schicht aus zur Epidermis senkrecht gestreckten, prismatischen Zellen, deren Wände sehr stark, bis auf enge, anastomosirende Kanäle verdickt sind[1]). Manche Zellen zeigen im Querschnitt eine gelappte axile Höhlung (Fig. 52 *D*, unten links), die meisten getrennte Hohlräume. Dieser Bau lässt auf eine Modification der an der nämlichen Stelle der Testa anderer Samen so häufig vorkommenden Längsfaserbildung schliessen: die verdickten Längsstreifen der Zellwand sind nicht der Achse derselben parallel, sondern vielfach gebogen, verschlungen und örtlich unterbrochen, und die Verdickung derselben ist so beträchtlich, dass sie meist bis zur Zellenmitte oder über dieselbe hinaus reichen, und mit anderen Wandverdickungen verwachsen. Die Anastomosen der Kanäle bestehen in radialer wie in tangentaler Richtung.

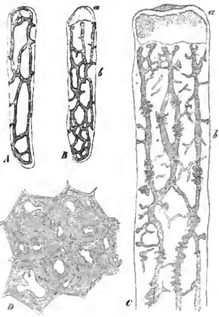


Fig. 52.

Ausser den weiten Kanälen bestehen deren auch enge, von jenen ausgehende und in der mannichfachsten Weise verästelt und anastomosirend in der harten Masse der Zellhaut verlaufende. Häufig umkreiset ein solcher Kanal einen weite-

Fig. 52. Zellen der Samenschale von Bertholletia excelsa. *A.* und *B.* durch Maceration in chlorsaurem Kali und Salpetersäure isolirte solche Zellen, bei 75facher Vergrösserung von aussen gesehen. In Fig. 51 *B.* sitzt der dickwandigen Zelle *b.* die Epidermiszelle *a.* auf: in Fig. 51 *A.* ist die Epidermiszelle entfernt. In beiden sind nun die weiteren Tüpfelkanäle gezeichnet. — *C.* oberer Theil eines zarten Längsdurchschnitts einer solchen Zelle nebst aufsitzender Epidermiszelle *a.* 220fach vergr. Auch die feinsten, grossentheils schraubenlinig um die weiteren Tüpfelkanäle verlaufenden engsten Tüpfelkanäle sind in die Zeichnung eingetragen. — *D.* Querdurchschnitt einiger solcher Zellen, 200fach vergr. — Nach Zeichnungen Millardet's.

---

trichterähnliche Erweiterungen desselben. Immerhin ist aber durch die an der lebenden Pflanze beobachtete Structur das erste Glied der Reihe gegeben.

1) Millardet, Ann. sc. nat. 4. Sér. 34. Die beigegebenen Zeichnungen sind von Herrn Millardet's Hand.

ren eine Strecke weit in wenig steil ansteigender Schraubenlinie (Fig. 52 *C*), so dass auf sehr zarten Querdurchschnitten dieser von jenem als von einem geschlossenen Ringe umfasst erscheint (Fig. 52 *D*). — Dies Zellgewebe der Samenschale der Paranüsse ist häufig von die Zellhäute durchbrechenden Pilzfäden durchzogen, die dann in jene weiteren, aber nicht in die engeren Kanäle eindringen. Der eigenthümliche Bau der prismatischen Zellen besteht aber auch in solchen Samen, die von Pilzfäden völlig frei sind. Dass die Vegetation der Pilzfäden nicht die Ursache des Vorhandenseins der anastomosirenden Kanäle sein kann, geht aufs Klarste aus dem Umstande hervor, dass die Schichten der lamellösen verdickten Haut um die Achsen dieser Kanäle concentrisch geordnet sind. Dies lässt sich mit Instrumenten ersten Ranges direct beobachten, und auch unter minder günstigen Beobachtungsbedingungen durch Anwendung polarisirten Lichtes klar machen. Die Umgebung jedes grösseren Kanals einer querdurchschnittenen Zelle zeigt das sogenannte Polarisationskreuz; die Schnittfläche je einer Zelle ist unter so viele Polarisationskreuze vertheilt, als grössere Kanäle quer durchschnitten sind[1]). — Einen weit regelmässigeren Verlauf, und mindestens ebenso zahlreiche Anastomosen zeigen die verzweigten, sehr engen Tüpfelkanäle der Zellen; welche die harte, innere Schicht der Samenschale vieler Magnolien (M. grandiflora L., obovata Thunb., Yulan) zusammensetzen. Die Wand dieser Zellen ist so stark verdickt, dass die Zellhöhlen zu einem sehr kleinen kugeligen Raume eingeengt ist. Von diesem aus strahlend durchziehen sehr zahlreiche Tüpfelkanäle die dicke Wand, jeder vielfach seitlich wiederholt verzweigt; — die Auszweigungen begegnen sich in allen Schichten der Wand und allen Richtungen, und stehen dann in offener Verbindung. Die Tüpfelkanäle bilden ein endloses, in der ganzen Wand verbreitetes Netz[2]).

In einer Reihe von Fällen ist das centripetale Dickenwachsthum der Zellhaut auf eng umgränzte Stellen der Innenfläche derselben eingeschränkt, während es auf der übrigen Fläche der Zelle unterbleibt oder doch an Intensität weit hinter dem am bevorzugten Orte stattfindenden zurücksteht. Solche örtliche centripetale Verdickungen der Zellhaut sehr einfacher Form, halbkugelig nach Innen vorspringend, werden in sehr vielen Pollenkörnern an den Stellen gebildet, welche für den Austritt der Pollenschläuche bestimmt sind. Die Substanz jener Verdickungen (Fritzsche's Zwischenkörper) wird weiterhin zum Flächenwachsthum der Membran der Pollenschläuche verbraucht. So z. B. bei den Malvaceen[3]), Cucurbitaceen, Astrapaea[4]). Ebenfalls sehr einfache Erscheinungen der gleichen Art zeigen die Wurzelhaare von Riccia und die der Marchantieen. Die Zellhaut derjenigen Wurzelhaare von Riccia, Rebouillia, Targionia, welche nahe der Mittellinie der flachen Stängel entspringen, sowie die der meisten Wurzelhaare von Marchantia und Fegatella wird innerhalb kleiner kreisrund umschriebener Stellen stark verdickt, so dass zapfen- oder stäbchenförmige Vorsprünge von der Seitenwand des Wurzelhaares aus in dessen Innenraum hinein reichen[5]). Bei Marchantia polymorpha kommen in sehr vielen

1) Millardet a. a. O. 2) Abbildung bei Millardet a. a. O.

3) Fritzsche, üb. d. Pollen, Abdr. aus Mem. etc. Petersb., sav. étr. 3, 1837, Tf. 9, f. 5, 6, Tf. 12, f. 30, 31; Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 11—18.

4) Fritzsche, ebends. Tf. 9, f. 1—3, Schacht ebens. Tf. 16, f. 1—4.

5) Mirbel in Mém. ac. des sc., Paris 13, Tf. 2, f. 10—12.

Wurzelhaaren statt der im Durchschnitt parallel der Wandfläche kreisrunden Verdickungen der Zellhaut solche von Form kurzer Quer- oder Schrägleisten vor, die als unvollständige Ring- oder Schraubenleisten sich darstellen. An den verdickten Stellen pflegt die Membran des Wurzelhaars eingeschnürt, zwischen denselben aufgetrieben zu sein[1].

Sehr hoch gesteigert ist das örtliche centripetale Dickenwachsthum von Zellhäuten bei der Entwickelung von Cystolithen. In einzelnen Epidermiszellen der Blätter vieler Urticaceen, wie Ficus (insbesondere der dickblätterigen Arten[2]), Morus, Broussonetia, Humulus, Boehmeria u. a., in Epidermiszellen und Zellen der inneren Gewebe der Stängel mehrerer Justicien[3]) wird an einer gegebenen kleinen rundlichen Stelle — bei Epidermiszellen stets in der Mitte der Aussenfläche — die Zellmembran centripetal verdickt. Es bildet sich eine ins Innere der Zelle ragende Protuberanz von Warzen-, weiterhin von Zapfen-, endlich von Keulenform. Das freie, etwas dickere Ende der Hervorragung wächst nach allen Richtungen rasch an Masse. Es bildet sich zu einem sphäroïdalen, in manchen Fällen wie bei Justicia, Pilea auch spindelförmigen oder gebogenen oder halbspindelförmigen Körper aus einem Stoffe aus, welcher dem der Zellhaut gleich beschaffen ist. Diese von einem dünnen Stiele — dem der Innenwand der Zelle nächsten Theile der Protuberanz — getragene Anschwellung erhält lamellöse Structur. Zwischen ihren Schichten lagern sich Drusen von sehr kleinen, mikroskopisch einzeln kaum oder nicht unterscheidbaren Krystallen kohlensauren Kalkes ab, welche — wie ihr Verhalten bei Beleuchtung mit polarisirtem Lichte zeigt — in jeder einzelnen Druse (Krystallgruppe) um den Mittelpunkt derselben strahlig geordnet sind.

Die Krystalle sind nie der Oberfläche des keulenformigen Körpers aufgelagert, wie Meyen angieht, sondern stets zwischen Membranlamellen eingeschlossen; — vergl. Payen und Schacht a. a. O. Die Substanz der Krystalle giebt sich als kohlensaurer Kalk dadurch zu erkennen, dass sie in schwachen Sauren unter Gasentwickelung sich löset. — Vor dem Auftreten der Cystolithen, im Knospenzustande, enthält das Blatt von Ficus elastica eine grosse Anzahl frei im Innern von Zellen liegender spharoidaler Drusen eines in Mineralsäuren ohne Aufbrausen löslichen Salzes, die wahrend der Bildung der Cystolithen sämmtlich verschwinden.

1) Nageli in Linnaea 16, 1842, p. 248. — Nageli schildert diese Wandverdickungen als Faltungen der inneren Lamelle der aus zwei Schichten bestehenden Zellmembran. Ich sehe in der Natur nichts, was auf ein solches Verhältniss sich deuten liesse; bei Anwendung der besten optischen Hulfsmittel erscheinen mir Wand und Verdickungen dieser Wurzelhaare aus gleichartiger Substanz gebildet. Die von Nägeli abgebildete Schichtung (a. a. O. Tf. 9, f. 12—14) scheint mir nur der Ausdruck von Interferenzsaumen.

2) Meyen in Muller's Archiv 1839, p. 255.

3) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 1, 329; Payen in Mém. p. div. Savants, 9, 85; Weddell in Ann. sc. nat. 4. Ser. 4, p. 267; Schacht in Abh. Senckenb. Ges. 1, p. 133 — Auch die Cystolithen von Ficus elastica einstehen in Zellen der mehrschichtigen Epidermis, welche aus der wiederholten Theilung einer einzigen peripherischen Zellschicht des Blattes mittelst der Blattfläche paralleler Wände hervorgeht. Sie werden aber erst nach Eintritt der ersten dieser Theilungen angelegt. Bei anderen Arten von Ficus, wie salicifolia, australis, unterbleibt diese Vermehrung in den Cystolithen enthaltenden Epidermiszellen (Wedell und Schacht a. a. O). Schacht stellt dies Verhältniss so dar, als ob bei F. elastica die der Cystolithenzelle seitlich benachbarten Zellen der äusseren Epidermislage uber der Scheitelfläche derselben sich zusammenschlossen. Dies ist nicht zutreffend, denn die Cuticula der Blattfläche verlauft zusammenhängend uber die Mitte der doppelten Lage sternformig geordneter kleiner Epidermiszellen, welche die Aussenfläche der Cystolithenzelle von Ficus elastica deckt.

Den Cystolithen ähnliche Bildungen sind von Rosanoff in den Zellen kleinzelliger Gewebsmassen des Stängelmarkes von Kerria japonica DC. und von Ricinus communis aufgefunden worden. In den Räumen dieser Zellen finden sich Drusen aus Krystallen oxalsauren Kalkes, welche von einer dünnen Membran aus Zellhautstoff umschlossen, und mittelst eines Stranges aus derselben Substanz, als dessen Fortsetzung jene Umhüllung erscheint, an den Innenflächen der Zellwand befestigt sind: selten einseitig, wie die Cystolithen; meist in der Art, dass der Strang quer durch das Lumen der Zelle gespannt ist und an zwei gegenüber liegenden Punkten mit einer Erweiterung in die Wandfläche übergeht. Nicht selten sind sie einfach verzweigt[1]. Der Entwickelungsgang dieser Stränge ist zur Zeit noch unbekannt.

In ihrem ausgebildeten Zustande stellen sie einen Uebergang dar zu den cylindrischen, verästelten Balken aus Zellhautstoff, welche den Zellraum der Caulerpen[2], der Ausstülpungen befruchteter Embryosäcke von Pedicularis sylvatica[3] und von Veronica triphyllos, Buxbaumii, Plantago lanceolata und anderen Arten dieser Gattungen durchsetzen[4]. Das erste Auftreten dieser Balken ist aber weit verschieden von demjenigen der örtlichen Wandverdickungen, welche weiterhin zu Cystolithen sich ausbilden. Sie zeigen sich nicht als flache Protuberanzen der Innenfläche der Zellhaut, welche allmälig nach dem Mittelpunkte der Zelle hin wachsen, sondern sie sind bei ihrem ersten Sichtbarwerden unmessbar dünne, durch die ganze Breite des Zellraumes gespannte, mit den Enden der Wand ansitzende Fasern, die allmälig an Dicke zunehmen[5]. Bei Veronica triphyllos ist die Substanz der Balken auch dann noch relativ wasserreich, wenn sie beinahe die volle Dicke erreicht haben. Bei Entziehung eines Theiles dieses Wassergehaltes durch längeres Liegen in Glycerin lösen sie sich, schrumpfend, von der Zellhaut ab. Bei Pedicularis sylvatica sind sie starr und fest mit der Zellhaut schon dann verbunden, wenn ihr Querdurchmesser noch unmessbar klein ist. Ebenso bei Caulerpa[6]. Sie zeigen bei Pedicularis, Veronica und Plantago beim ersten Sichtbarwerden dieselbe reiche Verzweigung, wie nach vollendeter Ausbildung. Bei Caulerpa entstehen die stärkeren Hauptfasern zuerst, erst später bilden sich die Nebenfasern, welche als Verbindungsglieder jener auftreten[7].

Schacht hat einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Anordnung des beweglichen Protoplasma der Ausstulpungen jugendlicher Embryosäcke der Pedicularis sylvatica und der Bildung der verästelten Balken aus Zellhautstoff nachzuweisen gesucht: jene sollen zu diesen sich umwandeln[8]. Dieser Versuch ist völlig missglückt. Das Netz von Protoplasmaströmen, welches in der jungen Ausstulpung sich findet, ist ein ziemlich einfaches. Seine Verästelungen haben keine Aehnlichkeit mit den reichen Auszweigungen des Systems anastomosirender Zell-

---

1) Rosanoff in Bot. Zeit. 1865, p. 329. Eine undeutliche Andeutung eines ähnlichen Verhältnisses sah Schacht in Blattzellen von Citrus, welche Krystalle oxalsauren Kalkes enthalten: Abh. Senckenb. Ges. 1, p. 150, Tf. 7, f. 21.
2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 134.
3) Schacht, Entw. d. Pflanzenembryo. Amsterd. 1850, p. 111.
4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, p. 619, 622.
5) Nägeli a. a. O. (Caulerpa. Bei Pedicularis beobachtete ich das Gleiche).
6) Nägeli a. a. O. p. 145. 7) Derselbe a. a. O. p. 146.
8) Schacht in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 342.

hautstoffbalken: weder in der Natur, noch in den treuen Abbildungen Schacht's[1]). Die Anordnung des Protoplasma in stromende Stränge verschwindet zudem längere Zeit vor dem ersten Sichtbarwerden der Fasern. Vor und bei dem Auftreten dieser hat der protoplasmatische Inhalt der Ausstülpung, von sehr zahlreichen kugeligen Vacuolen durchsetzt, ein schaumiges Aussehen.

Centripetales Dickenwachsthum kommt auch an solchen Membranen pflanzlicher Zellen vor, welche nicht vom protoplasmatischen Zelleninhalte berührt werden. Die Wand der Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum verdickt sich, die schraubenlinigen Bänder, in welche sie weiterhin sich spaltet, nehmen an Dicke und Breite zu, obwohl sie durch die Zellmembran der Spore vom protoplasmatischen Zelleninhalte getrennt sind[2]). Die Wände der Epidermiszellen mancher Samen sind so stark verdickt, dass zur Samenreife die Zellhöhle vollständig ausgefüllt ist. So durch Verdickung der freien Aussenwand bei Pyrus Cydonia, Plantago Psyllium, Cucurbita Pepo, durch Verdickung der Seitenwände bei den Arten der Gattung Collomia[3]). Die schliessliche Ausfüllung des Lumen der Zelle erfolgt hier durch eine Zunahme der Wanddicke in centripetaler Richtung, während der, im Momente des Zusammenschliessens der Hautsubstanz, kein Zelleninhalt mit der Innenfläche desselben mehr in Berührung steht.

Verbreitung der Verdickungsformen der Zellwand. Zellen mit charakteristischen Unterbrechungen der Wandverdickung sind selten bei einfach gebauten Gewachsen, bei Algen, Flechten und Pilzen und Museineen, deren Membranen meistens gleichmässig sich verdicken. Doch ist kaum eine der eigenthümlich gestalteten Formen centripetaler Wandverdickung unter diesen Pflanzen ohne Vertretung. Da die vermeintliche völlige Abwesenheit charakteristischer Wandverdickungen bei den sogenannten Zellenpflanzen einst eine systematische Bedeutung gewonnen hatte, so ist es vielleicht nicht überflüssig, einen Blick auf die Verbreitung der Verdickungsformen der Zellhäute im Pflanzenreiche zu werfen. Weite Tüpfel entstehen als Einleitung der Bildung durchbohrender Löcher auf der Membran der Oosporangien von Saprolegnia und anderer Oosporangien, derer von Oedogonium z. B.; in der Scheitelgegend der Sporenschläuche mancher Flechten (Pertusaria leioplaca z. B.) und Ascomyceten (Tuber aestivum)[4]). Enge Tüpfelkanäle sind verbreitet in den Geweben der höheren Fucaceen und der Florideen, auch der einfachsten, deren Sprossen nur aus einer einzigen Zellreihe bestehen, Callithamnion z. B. Diese Bildung der Tüpfel setzt bei Polyides lumbricalis sich fort bis in die bei der Reife sich abgliedernden Zellen der Zweigsysteme der Antheridien[5]).

Locale Verdickung von Zellwänden ist häufig unter den Museineen, sowohl in der aus ungeschlechtlicher Vermehrung (aus Sporen) entstandenen blättertragenden Generation, als auch (und ganz besonders hier) in der aus Befruchtung des in einem Archegonium eingeschlossenen Keimbläschens hervorgegangenen, der sogenannten Frucht der Moose[6]). — Beispiele für den ersteren Fall bieten die Zellen der Blätter sehr vieler Jungermannien, indem nur in den anderen Zellen des Blattes angränzenden Seitenkanten der Zellen eine stärkere Verdickung der Wand erfolgt[7]); die der Mittellinie des Laubes parallel gestreckten Zellen alter Sprossen von Pellia epiphylla, die im Aequator eine, auf einen schmalen Gürtel beschränkte Verdickung der Wand von Form einer nach Innen stark convexen Ringleiste zeigen[8]); die der Mittellinie der Sprossen nahe entspringenden Wurzelhaare der Riccieen und Marchanticen, deren Innenfläche

1) Vergl. a. a. O. Tf. 14, f. 8 mit Tf. 15, f. 9.

2) Sanio in Bot. Zeit. 1857, p. 664 (die Elateren), Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 286 (die noch nicht gespaltene Wand).

3) Hofmeister in Berichten Sächs. G. d. W. 1858, Tf. 1, f. 13.

4) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 33, f. 13, Tf. 35, f. 26.

5) Mettenius, Beiträge z. Botanik. Heidelb. 1850, Tf. 4, f. III, 5.

6) Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 2.

7) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, 1, Tf. 14, f. 11.

8) Schacht, Pflanzenzelle. Tf. 4, f. 3.

mit Hervorragungen, kegelförmigen Spitzen oder kurzen Querleisten besetzt ist[1]). Netzfaserzellen finden sich im Laube einiger Marchantieen, Marchantia polymorpha, Fegatella conica z. B.[2]); Ring- und Spiralfasern in den chlorophyllleeren Zellen der Stammrinde und der Blätter der Sphagnen, welche häufig auch gleich den leistenförmige Wandverdickungen entbehrenden chlorophyllleeren Zellen der Leucobryaceen weite, später zu Löchern werdende Tüpfel besitzen[3]). Enge Tüpfelung beträchtlich verdickter Wände kommt an den, anderen Zellen angränzenden Seitenwänden der Zellen von Laubmoosblättern vor, z. B. in allen Zellen der Blattfläche bei Dicranum spurium[4]); in denen des Blattrandes bei Mnium punctatum[5]). Tüpfel, welche von der Fläche gesehen mit doppeltem Contour umgeben erscheinen, behöften ähnlich, und die in Längsreihen geordnet sind, finden sich in den engen, langgestreckten Zellen des Stammesinneren von Sphagnen, so lange er sich noch im Knospenzustande befindet. Mit Eintritt des letzten Längenwachsthums des betreffenden Stängeltheils werden die Zellwände dünnwandiger, die Tüpfel verschwinden oder werden einfach spaltenförmig[6]). Auf örtlicher, sehr beträchtlicher Verdickung von Zellwänden beruht die Bildung der Peristomzähne der meisten Laubmoosfrüchte, namentlich deren der Bryaceen, Dicranaceen u. s. w. In den Zellen zweier kegelmantelförmiger, der Aussenfläche der Kapsel paralleler Zellschichten des verjüngten oberen Endes der Fruchtanlage findet eine Verdickung der diese Zellschichten trennenden Scheidewände statt, der Art, dass die einer- oder beiderseits verdickten Stellen der Wände Längsleisten darstellen, welche genau an die entsprechenden verdickten Theile der Wand der von unten, unter Umständen auch der seitlich angränzenden Zelle passen[7]). Je nach den Arten verschieden, füllen solche Leisten Kanten der Zellen aus (so bei Hypnum die der Längsachse der Frucht zugewendeten Seitenkanten der äusseren, bei Anacalypta die ihr abgewendeten der inneren der zwei Zellschichten), oder sie sind einzeln oder paarweis mitten auf die der Aussenfläche der Frucht parallelen Seitenwandungen der betreffenden Zellen gesetzt: in den Zellen der inneren Schicht (so dass eine dieser halbcylindrischen Leisten zweien der Eckpfeiler der entsprechenden Zelle der äusseren Schicht entspricht) bei Hypnum, Aulacomnion, umgekehrt bei Anacalypta. Bei Barbula Orthotrichum stehen sie hüben und drüben frei, an den Flächen der die Zellen beider Schichten trennenden Scheidewände. Wo ein doppeltes Peristom gebildet wird, besteht das innere aus ähnlichen Verdickungen der nach innen gekehrten Wände der inneren beider Zellschichten, — Verdickungen an denen sich die Wände der Nachbarzellen in ähnlicher Weise betheiligen[7]).

Quere Ringfasern, mehrere in einer Zelle, häufig in Spiralfasern übergehend, finden sich in den Zellen der Kapselwand der meisten Marchantieen[8]); je eine der Aussenwand parallele in denen des Haplomitrium Hookeri[9]); Halbringfasern in den Zellen der zweitinneren Zellschicht der Fruchtwandung der Jungermannien mit Ausschluss der Juhuleen[10]); — Spiralfasern in den, zwischen den Reihen der Sporenmutterzellen der Jungermannieen und Marchantieen verlaufenden spindelförmigen sogenannten Schleuderzellen: der verdickte schraubenlinige Streifen ist einfach bei den Juhuleen, Metzgerien; er stellt ein in zwei Parallelstreifen gewundenes endloses Band dar in den Elateren der ächten Jungermannien, derer von Radula, Pellia, Aneura, der Marchantieen[11]).

1) Marchantieen: Mirbel in Mém. ac. des sc. 13, Tf. 2, f. 10, 11; Nägeli in Linnaea 16, Tf. 5, f. 13, 14; Riccien: Hofmeister, vergl. Unters.

2) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1839, p. 278 und Beitr. z. Bot. 1, p. 70.

3) Mohl, üb. den Bau der porös. Zellen v. Sphagnum, Tübingen 1837 u. verm. Schr., p. 294. 4) Schleiden a. a. O.

5) Wigand, Intercellularsubstanz und Cuticula, Braunschwg. 1850, Tf. 1, f. 23.

6) Hofmeister, vergl. Unters., Tf. 13, f. 8, 8b; Schimper, Sphaignes, Tf. 4, f. 3, 9.

7) Lantzius-Beninga, in Bot. Zeit. 1847, p. 7 und N. A. A. C. L. XXII, 2, 36; Schimper, recherches sur les mousses, Strassburg 1848, p. 71.

8) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, 1, p. 359 u. 363. 9) a. a. O. Tf. XV, f. 15.

10) a. a. O. p. 364. 11) a. a. O. p. 370.

Bei den Gefasspflanzen kommen örtliche, centripetal gewachsene Verdickungen der Zellwande in grösster Mannichfaltigkeit vorzugsweise in den Elementarorganen der Gefässbündel und der aus der Thätigkeit eines holzbildenden Cambium hervorgegangenen Gewebe (Holz, secundäre Rinde) vor. Doch werden auch im Parenchym alle überhaupt bekannte Verdickungsformen angetroffen. Ring-, Netz- und Spiralfaserbildungen sind im Allgemeinen häufiger in langgestreckten als in isodiametrischen Zellen. Doch sind auch unter Letzteren solche mit derartiger Wandverdickung nicht allzuselten. Aus Spiralfaserzellen, seltener aus Netzfaserzellen besteht die Wurzelrinde baumbewohnender Farrnkräuter[1]), mehrerer Arten von Pothos, Anthurium, einiger einheimischer[2]) und der grossen Mehrzahl epiphytischer tropischer Orchideen, Ring-, Halbring- und Spiralfasern finden sich in den Zellen der Wandungen der Antherenfächer der meisten Phanerogamen. Spiralfaserzellen bilden die Wände der Sporangien der Equiseten[3]); die Zellen längs der kunftig beim Aufspringen entstehenden Spalte sind Ringfaserzellen[4]). Die Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum bilden sich zu Spiralfaserzellen mit sehr enger Windung der verdickten Wandstreifen aus. Spiralfaserzellen kommen vor im Blattparenchym von Orchideen (S. 168), Fasorzellen der verschiedenen Arten in den Häuten vieler Samen.

Beträchtliche Verdickung der mit engen Tüpfelkanälen besetzten Wand ist in Parenchymzellen, die ein gewisses Alter erreicht haben, eine der gewöhnlichsten Erscheinungen. Aus sehr dickwandigen derartigen Zellen bestehen die Schalen von Steinfrüchten, bestimmte Gewebschichten der Stämme und Blattstiele von Farrnkräutern, das Parenchym des peripherischen Theiles von Palmenstämmen, die steinharten Concretionen der Quitten und Birnen, der Rinde vieler Laubhölzer. Einzeln verstreut sind sie im Marke der Fruchtspindel von Edeltannen, der Magnolien, des Stammes von Menispermum canadense, im Marke und in der Rinde des Stammes von Hoya carnosa, in der Rinde von Viburnum Lantana, Pinus Abies L. — hier wie anderwärts die allmäligsten Uebergänge zu gestreckten oder verzweigten Bastzellen darbietend. In minderem Grade, aber doch sehr merklich verdickte und getüpfelte Zellwände zeigen alle parenchymatischen Gewebe, die mehr als eine Vegetationsperiode überdauern (z. B. Zellgewebe von Rinden); unter kurzlebigen Geweben besonders häufig die, welche Theile von Früchten oder Samen sind. Auch in der verdickten Aussenwand von Oberhautzellen kommen hier und da enge Tüpfel vor, z. B. in der der Blätter von Kiefern[5]), von Cycas revoluta, Elymus arenarius[6]), in den Haaren junger Zweige von Pinus balsamea.

Behöfte Tüpfel kommen nur selten an Parenchymzellen vor. Sie finden sich im Blattparenchym — in isodiametrischen, mit ebenen Flächen über einander stehenden Zellen der die Gefässbündel des Blattes umgebenden Gewebschicht — bei den Kiefern[7]), nach Sanio auch im Parenchym der secundären Rinde von Melaleuca styphelioïdes[8]). — Eigentliche Gitter- oder Siebporen sind zur Zeit nur auf den Wänden lang gestreckter Zellen bekannt. Doch kommt eine ziemlich ähnliche Wandverdickungsform sehr verbreitet in saftreichen Parenchymmassen vor: kleine Tüpfel sind zu kreisrunden oder elliptischen Gruppen vereinigt, und an der von dieser Gruppe besetzten Stelle ist die Zellwand merklich minder verdickt. So in den Rüben von Beta vulgaris, Apium graveolens, in den Wurzelknollen von Phlomis tuberosa[9]).

---

1) Platycerium alcicorne; Hofmeister in Abh. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 5, Tf. 10, f. 17.

2) z. B. Malaxis monophyllos und paludosa, Sturmia Loeselii: Reichenbach fil., Orchideogr. europ. 162; und Spiranthes autumnalis, Irmisch Beitr. Biol ♁. Orchid. 34.

3) Bischoff, kryptog. Gew. 1, Tf. 4, f. 27, 28.

4) Henderson, Transact. Linn. soc. 18, p. 567.

5) Meyen's Pflanzenphysiol. I. Tf. 3, f. 12.

6) v. Mohl in Linnaea 1842, Tf. 15, 16 u. verm. Schr. Tf. 9, f. 1, Tf. 10, f. 29.

7) Hartig, forstl. Culturpfl. Tf. 8, f. 15b, 16; Sanio in Bot. Zeit. 1860, p. 198. 8) a. a. O.

9) Andeutungen dieser Structur der Wand finden sich in Abbildungen Kützings: philos. Bot. Tf. 8, f. 6 (Beta), 8. (Fruchtfleisch von Berberis).

§ 26.

Centrifugales Dickenwachsthum der Zellmembran.

Eine Zunahme der Dicke der Zellhaut durch ein Wachsthum in der Richtung senkrecht auf ihre Fläche, welches stetig in die äussersten, peripherischen Theile der Membran fortschreitet, in den weiter nach innen gelegenen successiv erlischt — ein solches Wachsthum kommt erfahrungsmässig nur an Zellenmembranen vor, welche nicht mit anderen Zellen in parenchymatischem Verbande stehen; nur an Zellmembranen, welche frei liegen, an Luft, an Wasser oder an wässerige Inhaltsflüssigkeit von Hohlräumen des Pflanzenkörpers gränzen, oder die, wenn sie eine andere Zellmembran unmittelbar zu berühren scheinen, doch dieser nicht adhäriren (dies z. B. das Verhältniss der Sporenmembranen von Riccia, Anthoceros, Pollenzellmembranen von Pinus zu den Häuten der Specialmutterzellen). Ein derartiges Dickenwachsthum, welches an der ganzen Aussenfläche der Membran gleichmässig stattfindet, kann kaum zur Wahrnehmung gelangen, dafern die Membran auf dem Durchschnitt senkrecht zur Fläche homogen sich darstellt. Nur dann würde es sich deutlicher aussprechen, wenn die Zellhaut an Dicke sehr beträchtlich zunähme, während der Zellraum sich nicht verkleinerte und wenn während dem in der sich verdickenden Membran nicht Structurverhältnisse hervorträten (wie die Bildung nach Innen geöffneter Tüpfelkanäle), welche zur Annahme eines die Flächenausdehnung der Membran begleitenden oder ihr folgenden centripetalen Dickenwachsthums nöthigen. Mit Sicherheit ist kein derartiger Fall bekannt. Anders, wenn eine Membran sich frühzeitig in concentrische Schichten von verschiedener chemischer Beschaffenheit differenzirt, oder wenn an getüpfelten Zellmembranen die äusserste, von den Tüpfelkanälen nicht durchsetzte Lamelle nach Anlegung der Tüpfel an Dicke noch zunimmt. Das Letztere ist der Fall an den Epidermiszellen der Blattoberseite von Cycas revoluta. Die nicht durchbrochene äusserste Schicht derselben hat an Blättern, die in der Entfaltung begriffen sind, eine Dicke von 1,2—1,5 M. Mill. Weiterhin nimmt die Dicke dieser Schicht bis auf 5 M. Mill. zu.

Weit auffälliger ist das örtliche Auftreten oder die örtliche Steigerung des centrifugalen Wachsthums frei liegender oder frei werdender Zellwände, auf welchem das Vorkommen der meisten nach Aussen vorspringenden Spitzen, Warzen, Leisten der Aussenflächen von Zellen beruht. Die äusseren Lamellen derartiger Zellmembranen erhalten meistens sehr frühe schon die Beschaffenheit einer Cuticula. Das örtliche centrifugale Dickenwachsthum, welches zur Entstehung solcher Protuberanzen führt, beschränkt sich dann gewöhnlich auf die cuticularisirten Lamellen der Aussenfläche. So bei der Bildung vorspringender Leisten der Cuticula von Blättern, z. B. von Betula alba, Eucomis regia. Noch entschiedener erscheint das örtlich begränzte centrifugale Dickenwachsthum als eine Function cuticularisirter Membranen da, wo eine Haut, die in ihrer ganzen Masse die optischen und mikrochemischen Eigenschaften einer Cuticula besitzt, Hervorragungen über der Aussenfläche entwickelt, wie die Membranen junger, der Innenhaut noch entbehrender Makro- und Mikrosporen von Selaginellen, der Makrosporen von Salvinia, der Sporen von Anthoceros, Equisetum, der Pollenzellen

von Mirabilis Jalapa, Althaea rosea. Aber auch Membranen, die aus Zellhautstoff bestehen, der mit Iod und einem assistirenden Körper sich bläuet, zeigen beträchtliches örtliches Wachsthum in centrifugaler Richtung. Die Membranen junger Zellenhälften von Desmidieen aus der Gruppe der Euastreen sind ursprünglich glatt. Die kleinen, warzenförmigen Hervorragungen der Aussenfläche (von Cosmarium Botrytis, Euastrum verrucosum z. B.) oder die soliden Dornen der Ecken der grösseren Lappen der Zellen (wie sie z. B. bei Micrasterias rotata, Xanthidium aculeatum und armatum sich finden) entstehen später durch örtliche centrifugale Verdickung der Haut. Ihre Hauptmasse ist Cellulose; sie sind, gleich den nicht verdickten Stellen der Haut, von einer nur äusserst dünnen Cuticula überzogen. Das Nämliche gilt von den Enden und Verzweigungen der Dornen der Zygosporen der Cosmarien und Staurastren, welche Fortsetzungen der äussersten, aus Cellulose bestehenden Membran derselben sind[1].

Die Hauptmasse dieser Dornen besteht aus der Schicht der äussersten Zellhaut, welche unter der dünnen Cuticula liegt. Aehnliche Erscheinungen zeigen die Aussenmembranen mancher Sporen und Pollenkörner. Die langen nach Aussen vorspringenden Netzleisten der Makrosporen von Selaginella hortorum Mett. sind im Wesentlichen von der Substanz der zweitinneren, glasartig durchsichtigen Schicht des Exosporium gebildet; die äusserste Lamelle der äusseren Sporenhaut, eine Schicht von körniger Beschaffenheit, überzieht sie nur als dünne Lage[2]. Diese Erscheinungen beweisen, dass das centrifugale Dickenwachsthum hier innerhalb einer von der Aussenfläche aus relativ tief eindringenden Schicht der Membran vor sich geht. Dieser Fall ist jedoch der seltenere. Meistens beschränkt es sich auf die sehr dünne oberflächlichste Lamelle der Haut, beziehendlich der weitest vortretenden Stellen von bereits gebildeten Protuberanzen. Dies ergiebt sich aus den im Laufe der Entwickelung eintretenden Formänderungen derselben. Die beiden grossen, mehr als halbkugeligen Hervorragungen der Exine des Pollens von Fichten, Tannen und Kiefern treten auf als flache Kugelabschnitte, die allmälig bauchig werden, indem sie gleichzeitig an Höhe, und zu einer ihre Basis weit übertreffenden Breite zunehmen. Die spitzen Dornen der Exine des Pollens von Malvaceen, die Leisten und Spitzen des Pollens von Cichoriaceen, die scharfschneidigen Netzleisten der Sporen von Tuber aestivum, excavatum und anderen Arten der Gattung sind jung stumpfe breite Hervorragungen, die während des Wachsthums sich zuschärfen; während der Verlängerung sich nach den Enden hin verjüngen.

Es kommen Fälle vor, in denen während des Verlaufes des centrifugalen Dickenwachsthums an den sich bildenden Protuberanzen Zunahme der Masse in anderen, von den auf der Aussenfläche der Zellmembran errichteten Perpendikeln divergirenden Richtungen auftritt. Die dickeren Hervorragungen der Aussenfläche der vegetativen Zelle der Desmidieen Xanthidium armatum, Didymocladon furcigerus werden angelegt als Ausstülpungen der Zellhaut. Haben sie eine bestimmte Länge erreicht, so verdickt sich die Wand centripetal an den

1) De Bary (die Conjugaten, Lpz. 1858, p. 51) giebt zwar an, dass diese Dornen als hohle Ausstülpungen der Membran entstehen, die erst allmälig ausgefüllt und solid werden. Dies gilt aber nur für die erste Anlegung der einfachen Dornen, nicht für ihre spätere Ausbildung und für die Auszweigung der Enden.

2) Hofmeister, vergl. Unters. Tf. 23, f. 32.

Enden; diese werden auf eine — bei Xanthidium armatum kürzere, bei Didymocladon längere Strecke zu soliden Körpern aus Membransubstanz. Nun erst bilden sich an ihnen spreizende Dornen, örtliche über die Aussenfläche vortretende Verdickungen der Membran. — Ebenso verhält es sich mit der Entwickelung der an den Spitzen verzweigten Dornen der Zygosporen der Arten von Cosmarium[1]. Auch die an der Aussenmündung sich verengende Trichterform der sehr verdünnten Stellen oder Oeffnungen der Exine mehrerer Pollenkörner beruht auf dem Eintritt eines Wachsthums in tangentaler Richtung während der späteren Zeitabschnitte localen centrifugalen Dickenwachsthums. Der Ringwall, welcher in der Umgebung der Oeffnung sich erhebt, wird an seinem oberen Rande wulstig. So bei Lavatera olbia und anderen Malvaceen, bei Mirabilis[2]. Bei den Arten der letzteren Gattung tritt zu diesem Verhältniss ein zweites, ihm ähnliches, aber gesteigertes. Die Exine des reifen Pollenkorns zeigt innerhalb der centripetal und centrifugal verdickten Strecken, welche zwischen den Austrittsstellen für Pollenschläuche liegen, Hohlräume von Form den Flächen der Membran parallelen Spalten, welche durch zahlreiche enge Kanäle nach Aussen münden[3]. Die junge schon als Cuticula reagirende Exine ist innerhalb der Specialmutterzellen des Pollens völlig glatt. Nach dem Freiwerden der Pollenzellen erst treten die verdünnten Stellen (Austrittsöffnungen für die Pollenschläuche) als leichte Kreise auf ihr hervor. Weit später erst werden die punktförmigen Ausmündungen jener Kanäle sichtbar: gleichzeitig Andeutungen des spaltenförmigen Raumes, von welchem sie ausgehen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass die Ueberwölbung der spaltenförmigen Höhlungen, und das Unterbleiben der Ueberwölbung in eng umgränzten Stellen, die zu Ausführungskanälen sich gestalten, in ähnlicher Weise erfolge, wie die Bildung behöfter oder verästelter Tüpfel bei centripetalem Dickenwachsthum. Durch den Eintritt eines der Fläche der Zellhaut parallelen Wachsthumes an den oberen Kanten verdickter, die spaltenförmigen Räume umgebenden Stellen der Exine wird die Decke jener Räume gebildet, die von Anfang an, in Folge einer Unterbrechung jenes Wachsthums an bestimmten Orten, stellenweis durchbrochen ist. Nach solcher Anlegung der Decke wächst sie noch beträchtlich in die Dicke.

Nicht alle sich centrifugal örtlich verdickenden Membranen gränzen an Luft oder Flüssigkeit. Einige Kryptogamensporen entwickeln die Protuberanzen des Exosporium während inniger Berührung desselben mit der Membran der lange sich erhaltenden Specialmutterzelle, in deren Substanz hinein die Hervorragungen der Sporenhaut dringen: Riccia glauca, Riella Reuteri[4], Anthoceros laevis und punctatus[5], Selaginella Martensii[6], Isoëtes lacustris[7], — und bei Marsilea und Pilularia, bei letzteren freilich mit kaum merklicher Entwickelung von Protuberanzen. Ebenso viele Pollenkörner und Pollentetraden, z. B. von Passiflora, Iris, Pinus balsamea, Cephalanthera. Phajus.

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 20: de Bary, die Conjugaten, Lpz. 1858, Tf. 6, f. 10, 11.

2) Fritzsche, üb. die Pollen. S. Petersh. 1837, p. 99.

3) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 18, f. 21, 22.

4) Hofmeister in Abh. S.G.W. 1855, Tf. 2, f. 19.

5) v. Mohl in Linnaea 13, 1839, Tf. 5: verm. Schr. Tf. 4, f. 28 — als Merkwürdigkeit sei erwähnt, dass die Stacheln dieser Exosporien als Protoplasmaströme gedeutet wurden: Kützing, philos. Bot. 1, p. 254.

6) Hofmeister, vergl. Unters. Tf. 23, f. 28, 29.

7) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. Tf, 2, f. 1.

Das centrifugale Dickenwachsthum der freien Aussenwände zu Gewebe verbundener Zellen ist nicht auf die Membranstellen allein beschränkt, denen von Innen her Zelleninhalt angränzt. Häufig setzt sich die Entwickelung von Hervorragungen der Aussenfläche über diejenigen Stellen hinweg fort, denen auf der nach Innen gekehrten Fläche die Seitenwandungen von Zellen angränzen. Der Verlauf und die Vertheilung von Leisten oder Spitzen, welche einer Epidermis aufgesetzt sind, ist sehr oft in hohem Grade unabhängig von der Anordnung der Zellen derselben. So laufen z. B. die kurzen Längsleisten der Cuticula der Blätter von Helleborus foetidus, der Stängel von Rumex Patientia[1]), der Schoten von Cakile armoracia über die seitlichen Gränzen der Epidermiszellen eine Strecke weit hinweg[2]). Noch anschaulicher ist das Verhältniss auf den Blättern der Eucomis regia. Ebenso setzt sich die mit Protuberanzen bestimmter Gestalt versehene äussere Membran zusammengesetzter Pollenkörner gleichmässig über die Commissuren und über die Aussenflächen der einzelnen Zellen fort: so z. B. die der Pollentetraden von Neottia ovata, Phajus Wallichii u. a. Orchideen[3]).

§ 27.

Differenzirung des Wassergehalts der Zellmembran senkrecht zur Fläche derselben (Schichtung).

Die elastische Haut der Pflanzenzelle erhält ihre Festigkeit, indem eine Schicht halbflüssiger von Wasser durchtränkter Substanz einen Theil ihres Wassergehalts ausstösst (§ 20). Aber nur einen Theil. Die Haut jeder lebendigen Pflanzenzelle ist unter allen Umständen wasserhaltig; die Membranen lebhaft vegetirender Zellen sind wasserreich. Die feste Substanz der Zellhäute und das Wasser ziehen sich energisch an. Trockne oder wasserarme Zellhäute vermögen Imbibitionswasser aus Körpern an sich zu reissen, die bei der heftigsten mechanischen Pressung kein tropfendes Wasser abgeben. Gewisse Schimmelpilze wachsen auf lufttrockenen Amylumkörnern, auf krystallisirtem Rohrzucker. In anscheinend trockner, bei Pressen und Zerreiben kein Wasser abgebender Erde stehende Pflanzen behalten Tage lang ihren Turgor, obwohl sie durch Verdunstung Massen von Wasser verlieren. Sie nehmen also aus dem trockenen Boden Wasser auf.

Dem Princip der Undurchdringlichkeit der Materie gemäss kann die Einlagerung von Wasser in imbibitionsfähige Körper nur gedacht werden als eine Lagerung von Wassertheilchen auf und zwischen kleine Theilchen der festen Substanz. Die kleinen Theilchen des festen Stoffes der Zellhaut müssen von Hüllen aus Wasser umgeben sein; aus Hüllen, deren Mächtigkeit nach der Natur der Membransubstanz und nach Maassgabe der äusseren Verhältnisse veränderlich ist. Ganze Membranen sind um so wasserreicher, je weiter die Masse der festen Substanztheilchen hinter die der Wasserhüllen zurücktritt; je relativ mächtiger die letzteren sind: ein Verhältniss, welches ebensowohl auf absolut geringer Grösse der festen Theilchen, als auf absolut beträchtlicher Dicke der Wasserhüllen beruhen kann. Specifisches Gewicht, Dichtigkeit, Lichtbrechungsvermögen der Membransubstanz sind grösser, als die gleichen Eigenschaften des Wassers. Isolirte Mem-

1) v. Mohl in Linnaea 16, p. 412. 2) Cohn in Linnaea 23, Tf. 2, f. 11.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, Tf. 5, f. 9; Tf. 6, f. 5.

branstücke, die abgezogenen Aussenflächen von Epidermiszellen z. B., sinken im Wasser unter; nur solche Pflanzentheile schwimmen, welche relativ viele Luft in Hohlräumen eingeschlossen enthalten. Das beträchtliche Ueberwiegen des Lichtbrechungsvermögens der Zellhaut über dasjenige des Wassers zeigt jeder Blick durchs Mikroskop auf ein in Wasser liegendes pflanzliches Gewebe. Je wasserärmer eine Zellhaut, um so dichter, um so stärker lichtbrechend ist sie. — In neu gebildeten Zellmembranen ist der Wassergehalt gleichartig vertheilt. Solche Zellwände besitzen in ihrer ganzen Masse, von der Fläche wie auf Durchschnitten gesehen, gleiches Lichtbrechungsvermögen. Kein Unterschied im Verhalten gegen durchfallendes Licht lässt auf Verschiedenheiten des Wassergehalts, der Dichtigkeit einzelner Theile der Membran von anderen schliessen. Bei vorrückendem Alter und Wachsthum der meisten pflanzlichen Zellhäute aber differenziren sich in denselben Parthieen grösseren von solchen geringeren Wassergehalts, und zwar sowohl in der Richtung senkrecht auf die Fläche, als in Richtungen parallel derselben. Vorzugsweise deutlich wird die Differenzirung in der ersteren dieser Richtungen. Lamellen grösseren Wassergehalts, geringeren Lichtbrechungsvermögens sondern sich von relativ wasserärmeren, stärker lichtbrechenden. Die Membran erhält einen aus verschiedenen Schichten zusammengesetzten Bau.

Die Zusammensetzung pflanzlicher Zellmembranen von im übrigen gleichartiger chemischer Constitution aus Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ist eine Erscheinung von weitester Verbreitung. Dass die Verschiedenheit des Lichtbrechungsvermögens, in Folge deren diese Lamellen auf Durchschnitten (durch das Messer oder durch die Einstellung des Mikroskops auf ein bestimmtes Niveau gewonnenen) als gesonderte Schichten der Membran erkannt werden können, lediglich auf Unterschieden des Wassergehalts beruht, geht aus folgenden Thatsachen hervor. Die Erkennbarkeit der Schichtung ist abhängig von einem bestimmten Maasse des Flüssigkeitsgehalts der Membran überhaupt. Sinkt der Wassergehalt unter dieses Maass, so kann die Schichtung nicht wahrgenommen werden. Sie tritt hervor, wenn dann der Membran in irgendwelcher Weise Wasser oder eine andere, zur Substanz der Zellmembran grosse Affinität besitzende Flüssigkeit eingelagert wird, ein Vorgang, welcher selbstverständlich mit Vermehrung des Volumens, mit Aufquellung der Membran verbunden ist. Bis zu einem bestimmten Punkte wird die Schichtung deutlicher, die Schärfe der Umgränzung und die Zahl der wahrnehmbaren Lamellen wächst mit der Zunahme der Masse eingelagerter Flüssigkeit. Bei noch reichlicherer Flussigkeitsaufnahme, bei noch weiter fortgesetzter Quellung tritt die Deutlichkeit der Schichtung wieder zurück und verschwindet endlich, indem auch die, bis dahin flüssigkeitsärmsten Lamellen im Laufe der Einwirkung des Quellungsmittels eine so grosse Quantität Flüssigkeit aufnehmen, dass die Differenz der Lichtbrechung zwischen ihnen und den zuvörderst stark aufgelockerten Schichten verschwindet.

Zellwände, deren Durchschnitte bei Durchtränkung mit Wasser deutlich vielfällige Schichtung zeigen, lassen sehr allgemein diese Schichtung in absolutem Alkohol nur unvollständig, und nach vollkommener Austrocknung noch unvollständiger oder gar nicht erkennen. So zeigen z. B. feine Querdurchschnitte trockener Bastzellen von Cinchona calisaya nur unvollkommene Andeutungen concentrischer Schichtung. Bei Befeuchtung solcher Schnitte mit absolutem Alkohol werden 10—20 das Licht verschieden brechende Schichten deutlich. Nach Zusatz vielen Wassers steigt die Zahl der unterscheidbaren Schichten um etwa das zehnfache. Jede der in Alkohol deutlich gewordenen Lamellen giebt sich dann als ein Complex zahlreicher sehr dünner Schichten zu erkennen. — Zarte Durchschnitte der Epidermiszellen einjähriger Sprossen des Pinus Laricio Poir. v. Pallasiana (P. taurica Hort.) zeigen in Alkohol keine Schichtung (abgesehen von der Differenz zwischen Cuticula und Zellstoffschicht); in Wasser gebracht schwillt letztere etwa um $^1/_6$ des Querdurchmessers auf und zeigt sich aus 5 Schichten zusammengesetzt. Aehnlich verhalten sich die verdickten Parenchymzellwände der Rinde 8 Wochen

alter Sprossen von Hoya carnosa. — Trockene Zellmembranen vegetativer Sprossen der Florideе Griffithia corallina (von Herbarienexemplaren genommen) zeigen keine Schichtung der Wand; nach Zusatz von Wasser dagegen eine bis 15fache. — Aehnlich Cladophora fracta, in Alkohol und in Wasser untersucht; Haare von Hibiscus Trionum u. v. A.

Die Fähigkeit zur Aufnahme reinen Wassers ist für die meisten pflanzlichen Zellhäute in ziemlich enge Gränzen eingeschlossen. In den Ausnahmefällen der Erlangung stärkeren Aufquellungsvermögens auf späteren Entwickelungsstufen tritt eine Differenzirung in Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens auch da mit grösster Deutlichkeit hervor, wo sie vor Eintritt der Quellungsfähigkeit selbst in Wasser nicht sichtbar war. So bei den einzelligen Algen Gloeocapsa und Gloeocystis, deren mit vorrückendem Alter sehr bedeutend anfquellende Häute bis zur Erreichung einer Dicke von etwa dem Doppelten des Durchmessers des protoplasmatischen Zelleninhalts homogen, dann aber vielfältig geschichtet erscheinen[1]). — Die Zellmembranen des Hydrodictyon utriculatum lassen während der Vegetation nur drei Schichten der Wand erkennen: zu äusserst eine dünne Cuticula, eine mittlere dickere von geringem, eine dünnere innerste Schicht von stärkerem Lichtbrechungsvermögen. Letztere beide verhalten sich in ihren Reactionen gegen Iod und Schwefelsäure gleichartig, beide sich bläuend. Zur Zeit der Bildung der Schwärmsporen quellen diese inneren zwei Schichten nach allen Richtungen auf. Sie sprengen die Cuticula[2]), und nun stellt jede der beiden inneren Schichten als ein Complex sehr zahlreicher, dünner Lamellen von abwechselnd stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögen sich dar. — Die Membran der Pollenschläuche von Crocus vernus ist im Moment des Auftreffens auf den Embryosack homogen und verhältnissmässig dünn. Wenig weiter vorgerückte Zustände zeigen erhebliche Verdickung der Membran, und dann deutliche Schichtung derselben. Diese Veränderungen treten binnen so kurzer Frist ein (in weniger als 24 Stunden), dass sie nicht auf Dickenwachsthum im engeren Sinne, sondern nur auf Quellung beruhen können[3]). Lebhaft vegetirende Zellen der Spirogyra Heerii zeigen an den Querwänden des Fadens keine Schichtung. Wenn die Pflanze bei der Zimmercultur kränkelt, so sondert sich jede Querwand aufquellend in fünf Lamellen: eine mittlere, dickste, stark lichtbrechende; zwei dünne schwächer lichtbrechende zu beiden Seiten derselben, und zwei den Zellhöhlen angränzende stärker refringente. Die letzteren erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen der festen Schicht der (von zu Gallerte aufgequollener Membransubstanz umkleideten) freien Aussenflächen der Zellen; die beiden anderen keilen sich seitlich aus, etwas in die Seitenflächen der Zellen eingreifend. Indem jene, den Zellhöhlungen nächsten Schichten der Querscheidewände von den schwach lichtbrechenden sich trennen, und diese zu formloser Gallerte aufquellen, zerfallen die Fäden in ihre einzelnen Glieder. Zwischen je zweien solchen Gliederzellen liegt dann die frei gewordene dichtere Mittellamelle der Querwand, von Form einer kreisrunden Scheibe, die jederseits mit einer vorstehenden, rechtwinklig ansitzenden, ringförmigen Leiste des Randes versehen ist.

Noch anschaulicher ist der Zusammenhang zwischen Aufquellen und Differenzirung in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts bei vielen Zellwänden der Aussenfläche von Samen und Perikarpien, welche mit Wasser zu Gallerte sich umwandeln, z. B. denen der Samen von Plantago Psyllium, Cydonia vulgaris, der Perikarpien von Salvia Horminum, Ocymum Basilicum, Senecio vulgaris (der Haare des Perikarps). Im trockenen Zustande zeigen Durchschnitte dieser Membranen kaum eine Spur von Schichtung; in Alkohol nur schwache Andeutungen derselben; in Wasser werden in ihnen um so zahlreichere Lamellen verschiedener Lichtbrechung deutlichst sichtbar, je weiter bis zu einem gewissen Grade die Aufquellung vorschreitet. Besonders auffällig sind diese Verhältnisse bei Plantago Psyllium und bei Cydonia. Durchschnitte trockner Samen zeigen keinerlei Structur der Membranen der Aussenfläche. Auch nach Zusatz von Alkohol tritt keine Schichtung in ihnen hervor. Aber schon bei Zusatz von nur wenigem Wasser wird ein geschichteter Bau der Zellhäute kenntlich; immer zahlreichere Schich-

1) Nägeli, einzellige Algen, Zürich 1849, p. 48, 65. 2) A. Braun, Verjüngung, p. 204.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 689.

Digitized by Google

ten treten auf, je mehr die Membran in Richtung senkrecht zu ihrer Fläche aufquillt, bis endlich nach Sprengung der deckenden Cuticula die am stärksten gequollenen Membranschichten zu formlosem Schleim anschwellen und im Wasser sich vertheilen. Die minder gequollenen trennen sich dann von einander, und liegen, kappenförmig, frei im Wasser[1]). Endlich quellen auch sie mehr und mehr auf, das ganze Produkt der Quellung wird zu einer structurlosen Gallerte; mit Erreichung des Maximum des Wassergehalts ist die Differenz stärker und schwächer lichtbrechender Schichten wieder verwischt, wie sie im Zustande des minimalen Wassergehalts es war. — Aehnlich in den aufquellenden Membranschichten der Perikarpien von Labiaten, Ocymum Basilicum, Salvien z. B. nur dass hier die Zellhöhlung lang gezogen, die Schichtung auch den Seitenwandungen parallel ist (vgl. § 28). Die Differenzirung während der Dickenzunahme in Wasser stark anfquellender Zellmembranen in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ist indess keine ganz allgemeine Erscheinung. Die innere, unter der Cuticula gelegene Schicht der Epidermiszellen der Samen von Linum usitatissimum quellen in Wasser rasch auf, die Cuticula sprengend. Pollenkörner der Maranta zebrina, in Wasser gebracht, lassen die innere Schicht ihrer Membran auf das Vier- bis Fünffache des radialen Durchmessers anschwellen, so dass durch den auf den flussigen Inhalt geübten Druck die Pollenhaut gesprengt, der Zelleninhalt ausgetrieben wird[2]). Die Membran junger Specialmutterzellen der Sporen des Equisetum limosum quillt in Wasser zu drei- bis vierfacher Dicke auf[3]). Aber in allen diesen Fällen wird auch nach dem Aufquellen keine Schichtung der Membran beobachtet. Auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel werden in den angeschwollenen Zellhäuten keine Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens sichtbar.

Eine Schichtung der Zellhaut, derjenigen ähnlich, welche in Membranen stärkeren Aufquellungsvermögens bei reichlicherer Wasseraufnahme zur Erscheinung gelangt, kann in vielen undeutlich oder gar nicht lamellösen Zellhäuten von geringer Capacität für Wasser durch Anwendung anderer Quellungsmittel sichtbar gemacht werden. Die lebenden Zellen grösserer Cladophora-Arten, namentlich der Cl. fracta, glomerata zeigen nur wenig deutlich einen geschichteten Bau der Membran. Behandlung mit verdünnter Essig- oder Salzsäure genügt, die Zellhaut um etwa das Doppelte bis Dreifache in die Dicke aufquellen zu lassen, und dann erscheinen die dickeren Membranen aus sehr zahlreichen, dünnen Schichten zusammengesetzt[4]). Bei solchen dickwandigen Holz- und Bastzellen, bei Zellen des dickwandigen Rindenparenchyms, des harten Endosperms von Palmen und Liliaceen u.s. w., die zuvor keine Schichtung erkennen lassen, bedarf es zur Sichtbarmachung derselben der Anwendung von concentrirter Salzsäure; oder von Schwefelsäure angemessener Concentration, oder der Behandlung mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali (sei es kurz dauernder bei Siedehitze, oder längerer Digestion bei gewöhnlicher Temperatur) und nachheriger Auswaschens mit Ammoniak; — bei cuticularisirten Membranen, z. B. derer der Oberhautzellen von Viscum album, längerer Maceration in Kalilauge[5]).

Die sichtbare Differenzirung pflanzlicher Zellhäute in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts tritt erst nach Erreichung einer bestimmten Dicke der Zellhaut ein. Sie schreitet dann in dem Maasse vorwärts, als die Membran ferner in die Dicke wächst. Mit der Zunahme der Wanddicke nimmt auch die Zahl der Schichten zu. Der Verlauf der neu auftretenden Schichten wird bestimmt, durch die Gestaltung der Innenfläche der Zellhaut. In einer bis dahin homogen erschienenen Membran oder Schicht einer Membran scheiden sich Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens nur insoweit von einander, als die betreffende Membranschicht ein bestimmtes Maass der Dicke besitzt. Wo der

1) Cramer in Nägeli und Cramer, pflanzenphys. Unters. 3, Zürich 1855, p. 1; Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W., math. phys. Cl., 1858, p. 22.

2) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 640.

3) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 3, p. 284. 4) v. Mohl, verm. Schr., p. 365.

5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1849, p. 595.

Durchmesser der Membran der Gränze dieses Maasses sich nähert, nehmen die neu auftretenden Lamellen an Mächtigkeit ab; wo dieser Durchmesser unter jenes Maass sinkt, keilen sie sich seitlich aus. Das centripetale Dickenwachsthum pflanzlicher Zellhäute ist an bestimmten Stellen am intensivsten, meist an denjenigen, in welchen die grössten Durchmesser der Zellen deren Wände schneiden, und nimmt von da nach den Durchschnittsstellen des kleinsten Durchmessers hin stetig ab — ein Verhältniss, welches zur Abrundung des Raumes ihre Wände verdickenden Zellen führt (S. 166) führt. Daraus folgt nothwendig eine Ungleichheit der Wandverdickung jeder nicht kugeligen Zelle. An den dickeren Wandstellen ist die Schichtung stets deutlicher, sind die Lamellen dicker, als an den dünneren. Bei sehr grossem Unterschied der Wanddicke unterbleibt an Letzteren die Differenzirung in sichtbaren Schichten verschiedenen Wassergehalts völlig. Die Anordnung der Schichten ist eine concentrische, da während des centripetalen Dickenwachsthums der Zellhaut neue Lamellen der jeweiligen Innenfläche parallel sich ausscheiden. Die innerste, der Zellhöhle nächste Schicht einer Membranstelle verlauft der Innenfläche der Zellwand annähernd parallel; der Verlauf mittlerer und äusserer Lamellen der Zellhaut nähert sich dem Parallelismus mit je der nächst äusseren Lamelle.

Der experimentelle Nachweis des Auftretens der Schichtung erst nach Erreichung einer bestimmten Membranendicke hat insofern einige praktische Schwierigkeit, als einestheils die Zahl der Objecte nicht gross ist, welche bei beträchtlicher absoluter Grösse eine deutliche Schichtung der Membran bei der Untersuchung in Wasser, ohne Anwendung energisch eingreifender Quellungsmittel zeigen, und als andererseits individuelle Unterschiede der zu untersuchenden Zellen gleicher Art die Richtigkeit der Schlüsse zu stören vermögen. Die Mittheilung einer Reihe specieller Angaben von Messungen wird deshalb am Platze sein.

Zu Gruppen von 4—12 vereinigte getüpfelte Parenchymzellen der alten Stängelrinde von Hoya carnosa zeigen sehr deutliche Schichtung. In 6—8 Wochen alten Sprossen finden sich in nächster Nachbarschaft, in der nämlichen Gruppe, Zellen mit deutlich geschichteter Wand neben solchen mit beträchtlich verdickter Wand, in welcher die besten optischen Hülfsmittel[1] keine Schichtung nachzuweisen vermögen. Die Wanddicke dieser und jener Zellen ist nicht beträchtlich verschieden. Die Membran der dunnwandigsten geschichteten Zellen mass im Minimum 5,1 M.Mill., im Mittel aus 12 Messungen, unter denen die maximale Wanddicke 8,02 M.Mill. betrug 6,67 M. Mill. Acht besonders dickwandige Zellen mit noch völlig ungeschichteten Membranen ergeben eine mittlere Wanddicke von 7,73 M.Mill., die dickste mass 8,26 M.Mill. — Die dunnwandigste unter den überhaupt als zu derartigen Zellen gehörig kenntlichen Zellen hatte eine Wanddicke von 2,19 M. Mill. (alle Messungen sind in der Mitte von Seitenwänden genommen). Wo Schichtung auftritt, sind sofort 5 Schichten mir kenntlich, nie weniger.

In ausgebildeten Zellen der Blatter der Meeresalge Dasycladus clavaeformis zeigen, gleich der einen Zelle des Stammes, bei voller Ausbildung sehr ausgeprägte Schichtung der Wand. In Häuten basilarer Blattzellen von 2,9M.Mill. bis 4,7 M.Mill. Dicke ist keine Spur dieser Schichtung zu sehen. Ihre erste Andeutung, eine das Licht minder stark brechende Mittellamelle der Wand, finde ich in Zellhäuten von im Mittel 8,99 M.Mill. Dicke; scharf ausgeprägte Schichtung in 5 Lamellen in den Zellen nächst älterer Blätter, mit 9,7 M.Mill. Wanddicke. — Epidermiszellen des heurigen, 7 Wochen alten Sprosses von Pinus Laricio v. Pallasii zeigen bei 4,21 M.Mill. Dicke der Seiten- wie der Aussenwände keine Spur von Schichtung; in einjährigen Zweigen dagegen bei 7,27 M.Mill. Dicke der Aussenwand und 3,8 M.Mill. Dicke der Seitenwände Zusammensetzung aus mindestens 6 starker und 6 schwächer lichtbrechenden Schichten von nicht messbar verschiedener Mächtigkeit, so das auch in diesem Falle die homogen erscheinende Wand

1) Hartnack, syst. à l'immers. 10.

der jungen Zelle um Vieles dicker ist, als irgend eine Lamelle der Wand der ausgebildeten. — Die Membran der (meist sternförmig zu mehreren zusammengeordneten) schlank kegelförmigen Haare der Stängel und Blätter von Lavatera trimestris ist im Alter deutlich geschichtet. Scharf gezeichnete Schichten (nicht unter 6 an der Zahl) sah ich nicht in Haaren von geringerer Wand dicke als 11,13 M.Mill.; die ersten Andeutungen von Schichtung in Haaren von 8,9 M.Mill. Wanddicke, aber auch Haare von 9 M.Mill. Wanddicke ohne jede Spur einer Schichtung. In Haaren, deren Wand 7 M.Mill. dick ist, fehlt die Schichtung beständig, obwohl auf die äusseren 7 M.Mill. Wanddicke alter Haare mindestens 4 dichtere und 4 minder dichte Lamellen kommen. — Die Zusammensetzung aus Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens besteht bei den Caulerpen nicht allein innerhalb der dicken Zellmembran, sondern auch innerhalb der balkenförmigen, verästelten Fasern, welche frei durch den Zellraum von Wandfläche zu Wandfläche verlaufen. Die Schichten dieser Fasern sind zur Achse der in der Regel cylindrischen Faser concentrisch geordnet. Die Fasern treten in den jüngsten Theilen des Stammes und der Blätter als äusserst dünne Fäden auf, nehmen mit der Ausbildung des Pflanzentheils, und während des Dickenwachsthums der Membran desselben allmälig an Dicke zu, und lassen eine Schichtung erst dann erkennen, wenn sie nahezu ihren definitiven Querdurchmesser erreicht haben. Verlauf und Schichtung der Faser ist dann durch alle Lamellen der geschichteten Zellwand hindurch, bis an die äusserste dieser Lamellen, kenntlich (Fig. 53). Es ist klar, dass das Dickenwachsthum der Faser, soweit sie in die sich verdickende Wand eingeschlossen ist, gleichzeitig mit dem Dickenwachsthum der Wand, aber in zu diesem senkrechter Richtung erfolgen muss und dass die Schichtung des in die Wand eingeschlossenen Theiles der Faser nicht durch Auflagerung verschieden beschaffener Lamellen auf die Aussenfläche des bereits vorhandenen Theils der Faser, sondern nur durch Differenzirung der durch Intussusception an Dicke zunehmenden Fasersubstanz selbst entstanden sein kann[1]).

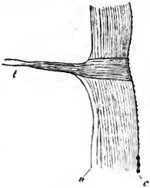


Fig. 53.

Weitere Beispiele ähnlicher Verhältnisse ergeben sich aus der Zunahme der Lamellenzahl der äusseren, gemeinsamen Umhüllungsschichten der Häute der Einschachtelungssysteme von Tochter- in Mutterzellen bei vorrückender Ausbildung (S. 194).

Das im Vorstehenden bezeichnete Verhältniss bedingt die Abweichung der Schichten vom Parallelismus unter einander und vom Parallelismus mit den Flächen der Membran, welches in den allseitig stark verdickten, auf dem Durchschnitt nicht kreisrund äusserlich umgränzten Zellen in der Annäherung des Verlaufes der inneren Schichten an die Kreislinie hervortritt. — Ebenso bedingt es eine grössere Zahl der Lamellen, und einen mit der Annäherung an die Zellhöhle zum Parallelismus mit der Innenfläche der Wand hinstrebenden Verlauf derselben in den dickeren Wandstellen einseitig vorzugsweise verdickter Zellhäute. Es ist eine fernere Folge der nämlichen thatsächlichen Verhältnisse, dass jeder Complex von Tochterzellen, welches aus Theilung einer bereits in Wandverdickung und Differenzirung der Membran zu verschiedenen Lamellen begriffenen Mutterzelle hervorgegangen ist, ein Einschachtelungssystem der Lamellen der Tochterzell-

Fig. 53. Durchschnitt der Einfügungsstelle eines der durch Zellraum verlaufenden Balken in der Zellhaut, von Caulerpa prolifera. *t.* Zellhautstoffbalken. *n.* Aus Zellhautstoff bestehende Schichten der Membran. *c.* Cuticula.

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 139; pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 285.

Digitized by Google

häute in die der Mutterzellhäute erkennen lässt. Eine Anzahl von concentrischen, unter sich annähernd parallelen Lamellen, in welche die Mutterzellhaut vor oder nach der Theilung sich differenzirt hat, umgiebt den ganzen Complex. An diese gemeinsame geschichtete Hülle schliessen sich von Innen Systeme concentrischer Lamellen an, deren jedes auf eines der Fächer (Tochterzellen) sich bezieht, in welche die Mutterzelle sich theilte. In deutlichster Weise zeigt sich diese Erscheinung, schon bei der Untersuchung in Wasser, in den Complexen von je vier, durch die Mutterzellmembran umschlossenen, Specialmutterzellen des Pollens von Malvaceen und Cucurbitaceen (Althaea rosea und Cucurbita maxima z. B.)[1], in den Fäden der Zygnemacee Zygogonium ericetorum, in den Zellenfamilien von Gloeocystis und Gloeocapsa, in den älteren Aesten grosszelliger Florideen, z. B. der Griffithia corallina. Nach Behandlung mit Essig- oder Salzsäure tritt sie hervor in den grossen Cladophoren, wie Cl. glomerata und fracta[2]) nach Maceration in Salpetersäure und chlorsaurem Kali in Complexen dickwandiger Holzparenchym- und Bastparenchymzellen vieler Laubhölzer.

In mehreren dieser Fälle zeigt sich der geschichtete Bau auch der gemeinsamen Hülle, als welche die Haut der Mutterzelle den gesammten Zellencomplex umgiebt, erst geraume Zeit nach der Theilung der Mutterzelle, und nach vorausgegangener erheblicher Verdickung der Zellwände. Bei Gloeocapsa und Gloeocystis sind die Membranen einzelner Zellen oder wenigzelliger Familien in der Regel ungeschichtet, oder doch nur insofern geschichtet als jede der Tochterzellen durch eine, der Aussenfläche ihres protoplasmatischen Inhalts parallele, von der gemeinsamen Hüllmembran der Familie differente Schicht umgeben erscheint. Erst nach weiterer Ausbildung, nach Zunahme der Grösse, Zellenzahl und Dicke der Wandungen der ganzen Zellenfamilie tritt die Differenzirung der Membranen in sehr zahlreiche Lamellen verschiedener Dichtigkeit ein[3]).

Die fortwachsenden Endzellen lebhaft vegetirender Pflanzen der Cladophora glomerata, welche einige Zeit in einer Mengung von Glycerin und Essigsäure gelegen haben, lassen in der Mittelgegend die erste Andeutung der Schichtung der, an der Spitze homogen erscheinenden Membran erkennen. Eine schwächer lichtbrechende Lamelle ist hier zwischen eine stärker lichtbrechende äussere und innere eingeschaltet. An der Anfügungsstelle der queren unteren Wand der Endzelle an die freien Aussenwände des Zellfadens erscheint die Zellwand in fünf Lamellen gesondert. Die innersten Lamellen verlaufen parallel der Innenfläche der Zellhaut; vier Lamellen bilden die, der Endzelle und der ihr nächsten Gliederzelle gemeinsame äussere Membranschicht. Die Dicke der gesammten Membran betrug hier 3,59 M. Mill. An den Seitenflächen älterer Glieder sind in der gemeinsamen äusseren Schicht der Wand mindestens 10 verschiedene Lamellen unterscheidbar, oft weit mehr; die gesammte Dicke der Wand ist auf 8 M. Mill. gestiegen. Die Zahl der Lamellen derjenigen Schichtensysteme, welche nicht in unmittelbarer Berührung mit dem Zelleninhalte stehen, steigt somit nach der Einschaltung von Lamellen, die zu einem in diese eingeschachtelten Systeme gehören, noch auf das Doppelte und mehr. — Da die Clad. glomerata aus schnell fliessendem Wasser so gut als ausschliesslich durch Theilung der Endzellen der Auszweigungen die Zahl ihrer Zellen vermehrt, darf diese Beobachtung als eine beweisende gelten.

Aus dem Lagenverhältniss der Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens verdickter Zellhäute zum Zellraum ergiebt sich die, zwei verschiedenen Typen folgende, Anordnung dieser Schichten in solchen Zellmembranen, bei denen die Wandverdickung an bestimmten Stellen zurückgeblieben oder ganz unterblieben ist: in den Tüpfel- und Faserzellen.

---

1) vgl. Nägeli, Bild. des Pollens Tf. 3, f. 49—51; Pringsheim, Pflanzenzelle Tf. 4, f. 4—8.
2) vgl. v. Mohl, verm. Schr. Tf. 13, f. 13.
3) Nägeli, Gatt. einzell. Algen Tf. 1, 4, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 282.

In Zellen mit engen Tüpfelkanälen reicht jede Schicht auf dem Längsdurchschnitt eines solchen Kanals anscheinend bis unmittelbar an dessen Höhlung und endet hier plötzlich. Wandverdickungen dagegen, die grössere Strecken unverdickter Zellhaut zwischen sich lassen, wie Längs-, Quer- und Ringleisten der Zellwand, Netz- und Spiralfasern, zeigen, wenn überhaupt, eine der nach Innen convex verspringenden Fläche der Verdickung parallele Schichtung in Lagen, deren gemeinsames Centrum nicht der Mittelpunkt der Zelle, sondern ein Punkt ausserhalb des Zellraumes, meistens ein Punkt innerhalb der äussersten Lamelle der verdickten Stelle der Zellhaut ist.

Schichtung von engen Tüpfeln durchsetzter Zellhäute, deren Schichten ohne Ablenkung bis an die Tüpfelkanäle reichen, ist eine so verbreitete Beschaffenheit der Haut von Zellen mit engen Tüpfelkanälen, dass die Nennung von zahlreichen Beispielen überflüssig erscheint. Nur einige der Fälle seien erwähnt, wo die Zellhaut ohne weitere Vorbereitung auf dünnen Durchschnitten diese Beschaffenheit besonders deutlich zeigt: die spindelförmigen Zellen der Bastplatten von Farrn [1]), die Bastzellen der meisten Palmen [2]), der Chiuarinden, der Zapfenspindel von Pinus balsamea, des Stammes von Cereus grandiflorus [3]), die dickwandigen Parenchymzellen der Peripherie des Stammes der schwachfaserigen brasilischen Palme (Iriartea exorhiza?) der Rinde von Hoya carnosa. Einen Uebergang von diesen Bildungen zu der gegen den Innenraum der Zelle convex schaligen Schichtung der Wandverdickungen zeigen die mit mässig weiten Tupfeln besetzten dicken Wände der Endospermzellen vieler Palmen, z. B. der Phoenix dactylifera [4]). Jede Schicht der Zellhaut biegt in der Nähe eines Tüpfelkanals um, bis an seine blinde Endung an der äussersten Lamelle der Zellhaut als Röhre ihn umschliessend. Aufs schärfste ausgeprägt ist aber die nach Innen convexe Schichtung in den, von ausgedehnten dünn gebliebenen Räumen der Zellhaut unterbrochenen Wandverdickungen in den Zellen der Cotyledonen von Schotia [5]), des Rindengewebes von Amaranthaceen und Chenopodeen [6]), des Peristoms einiger Laubmoose, z. B. Barbula [7]), endlich in den seltenen Fällen, wo an Netz-, Spiral- und Ringfasern eine Schichtung sichtbar gemacht werden kann [8]). Die ganze Differenz ist übrigens nur eine relative, in der Hauptsache eine scheinbare. Wie das Verhalten getüpfelter Zellhäute in polarisirtem Lichte lehrt (§ 38), biegt jede Lamelle an dem Eingauge eines Tüpfelkanals um, und verlauft noch eine kurze Strecke der Innenfläche desselben parallel, bevor sie sich auskeilt. Es liegt nur an der Unvollkommenheit unserer Instrumente, dass dieses Verhältniss an dickwandigen Zellen mit sehr engen Tüpfelkanälen nicht unmittelbar beobachtet werden kann. Wo die Dimensionen riesenhaft sind, z. B. bei den Tüpfeln der dicken Haut der Stammzelle von Dasycladus clavaeformis, da ist es auch für die directe Beobachtung deutlich genug.

In vielen Fällen lassen die Schichten der Zellhaut sich leicht von einander trennen. Häufig erfolgt solche Trennung in Bastzellen von Palmen, von Cinchonen, wenn mit einem wenig scharfen Messer Querschnitte hergestellt werden. Quetschung von Zellen mit nicht allzu spröder Wand hat den nämlichen Erfolg. Die sehr zahlreichen (bis zu 30) Schichten der Haut von Bastzellen aus der Rinde von Cinchona Calisaya Wedd. lassen sich aus der querdurchschnittenen Zelle mittelst starken plötzlichen Druckes auf das Deckglas auseinander hervorschieben, wie die Röhrenstücke eines Taschenfernrohrs, wenn die Zelle zuvor durch Maceration in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, und nachherige Behandlung mit Aetzammoniak ihrer Sprödigkeit beraubt wurde. Ebenso die wenigen dicken Schichten der Bastzellen von Iriartea exorhiza [9]).

Eine Abweichung von dem mit der Innenfläche der Zellmembran concentrischen Verlaufe bieten die Lamellen der Zellhäute (vermuthlich nur der getrocknet gewesenen) einiger gross-

1) Meyen, Fortschritte der Anatomie, Harlem 1836, p. 300, Tf. 7b, f. 7, 8.
2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 8. 3) Meyen, Physiologie, Tf. 1, f. 8, 9.
4) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 9, f. 18 (auf der Tf. irrig 13), 19.
5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 17. 6) a. a. O. f. 22, 23.
7) Lantzius-Beninga in N. A. A. C. L. 23, 2, Tf. 58, f. 9.
8) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. Tf. 1, f. 18—20.
9) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1858, p. 33.

zelliger Confervaceen. Die zahlreichen, etwa 30 Schichten der Membranen von Chaetomorpha Melagonium Kütz. zeigen auf dem Querdurchschnitt trockener oder in Alkohol aufbewahrt gewesener Zellen an bestimmten Stellen wellenförmige Einbiegungen, an welchen sämmtliche Schichten ziemlich gleichmässig Theil nehmen. In der Ansicht von der Fläche geben diese Einbiegungen das Bild erhabener Fasern, indem in der Längsrichtung der Zelle dieselben eine stetig verlaufende, nach Innen vorspringende meist tangentalschiefe Falte bilden. Aehnlich verhält sich Cladophora hospita, bei welcher die Falten ein mannichfach verästeltes Netz darstellen und im Ganzen genommen in einer nach rechts aufsteigenden Schraubenlinie liegen[1]). Ob diese Faltungen der Schichten auch in der Haut der lebendigen Zelle vorkommen, ob sie nicht in Folge von Wasserentziehung gebildet werden, ist noch nicht untersucht. An den wenig zahlreichen lebenden Zellen von Ch. Melagonium, welche mir zu Gebote standen, sah ich sie nicht.

Wo immer das erste Auftreten geschichteten Baues einer pflanzlichen Zellmembran oder Membranschicht der Beobachtung zugänglich ist, da zeigt sich der Beginn der lamellosen Structur als das Erscheinen einer minder dichten, minder stark lichtbrechenden Mittellamelle der Membran inmitten zweier, zunächst gleichartig sich verhaltenden, dichteren Blättern derselben Membran oder Membranschicht, von denen die eine die Innenfläche, die andere die Aussenfläche derselben Haut bildet. Eine wasserreichere Lamelle schiebt sich zwischen zwei wasserärmere ein: in diese letzteren spaltet sich, bildlich zu reden, die Membran; eine weichere, schwächer lichtbrechende Lamelle zwischen sie eingelagernd. So in den Zweigspitzen von Cladophora glomerata (S. 194), in den Blättern von Dasycladus clavaeformis. In sehr vielen Fällen bleibt ein ähnliches Verhältniss dauernd bestehen. Die fertige Membran besteht aus drei Schichten, einer dichten äusseren, einer minder dichten mittleren, einer dichteren innersten. So in weiter Verbreitung bei den Holzzellen der Dikotyledonen und Coniferen. An den dünnsten Stellen der Zellhaut, den Endflächen der Tüpfel, keilt dann die mittlere Lamelle sich vollständig aus; die innere und die äussere treten zu einer einzigen zusammen. Diese Bewandtniss hat es mit der die Tüpfelhöfe der Coniferen auskleidenden, angeblich besonderen »Haut«[2]). — Die Gleichartigkeit der dichteren Lamellen, zwischen welche eine Lamelle minderer Dichtigkeit sich einschiebt, ist in sehr vielen Zellen mit geschichteter Wand nur von kurzer Dauer. Die äussere Lamelle zeigt weiterhin ein Lichtbrechungsvermögen, eine Quellungsfähigkeit, mikrochemische Reactionen, welche von denen der innersten abweichen und unter Umständen tritt diese Modification der Eigenschaften sehr früh ein,

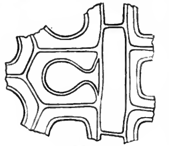


Fig. 54.

Fig. 54. Querdurchschnitt einer, an einen Markstrahl angränzenden Holzzelle von Pinus silvestris mit behöftem Tüpfel. Die Mittellamelle der dicken Membran der Holzzelle keilt sich gegen die Endfläche des Tüpfels völlig aus: so dass dieser gegen die Markstrahlenzelle hin von der nicht in Lamellen gesonderten Membran begränzt wird, zu welcher diese und die äusserste Schicht der Holzzellenmembran zusammengetreten sind; im Uebrigen durch die innerste Lamelle der Holzzellenmembran.

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 756.

2) Schacht, Pflanzenzelle, p. 190. Kritik dieser Anschauung und richtige Deutung des in unserer Figur dargestellten Verhältnisses bei Sanio in Bot. Zeit. 1860, p. 198.

Digitized by Google

beinahe gleichzeitig mit dem Erscheinen der eingeschalteten Lamelle; so bei den Holzzellen der Coniferen. Anderwärts wird die Beschaffenheit der Mittellamelle zeitig schon dahin geändert, dass sie bei abweichender mikrochemischer Reaction ähnliches Lichtbrechungsvermögen erhält wie die innerste; so in den meisten dickwandigen Epidermiszellen. Die ersten Entwickelungszustände zeigen aber auch hier die mittlere der drei Schichten der Zellhaut als die wasserreiche. — Wo bei dem ersten Sichtbarwerden des geschichteten Baues gleichzeitig eine grosse Zahl von Lamellen sich zeigt, da sind es stets dichtere Lamellen, welche die äusserste und die innerste Schicht der Membran darstellen, die wasserreichen sind zwischen stärker lichtbrechende eingeschlossen.

§ 28.

Differenzirung des Wassergehalts der Zellmembran parallel der Fläche derselben (Streifung und Areolenbildung).

Bei vorrückender Ausbildung tritt in der Membran pflanzlicher Zellen vielfach auch in Richtung der Fläche eine Sonderung in neben einander liegende Stellen stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, grösserer und geringerer Dichtigkeit, höheren oder niederen Wassergehalts hervor. Viele Membranen erscheinen, von der Fläche gesehen, von parallelen Streifen durchzogen. Die Streifen sind abwechselnd geordnete, stärker und schwächer lichtbrechende Stellen der gleichmässig dicken Zellhaut. Oft sind zwei, in einigen Fällen drei, selbst vier sich kreuzende Systeme solcher Streifen vorhanden, so dass die Zellhaut ein schachbretartiges Ansehen erhält. Bei deutlichster Ausbildung dieser Verhältnisse ist die nähere Beschaffenheit dieser Streifung der Zellmembran direct mikroskopisch kenntlich. »Die Membran besteht aus kleinen Quadraten oder Rhomben, welche durch drei und vielleicht vier verschiedene Grade des Wassergehalts von einander unterschieden sind. Die dichtesten (wasserärmsten) Felder entsprechen den Kreuzungsstellen der dichten, die weichsten (wasserreichsten) den Kreuzungsstellen der weichsten Streifen, während die Kreuzungen der weichen und dichten Streifen einen oder zwei mittlere Grade des Wassergehalts darstellen«[1]). Bei Austrocknung der Zellhaut wird dieser feine Bau derselben undeutlich, oder er verschwindet. Nach Wiederdurchfeuchtung tritt er aufs Neue hervor, wenn auch häufig nicht so deutlich wie in der lebendigen Zellmembran. Zellhäute, welche in Wasser nur Spuren desselben zeigen, und solche die in Wasser völlig homogen erscheinen, lassen jene Structur bei Anwendung energischer wirkender Quellungsmittel hervortreten, wie z. B. nach Behandlung mit einem Gemenge aus chlorsaurem Kali und Salpetersäure, mit Schwefelsäure, mit Kupferoxydammoniak. In ähnlicher Weise wirkt eine starke Quetschung. Die Zunahme der Deutlichkeit einer, schon im wasserhaltigen Zustande wahrnehmbaren Streifung einer Membran bei weiterem Aufquellen beruht auf einer Zunahme der Breite der minder dichten Streifen. Das Gleiche gilt von der Einwirkung der Quetschung. Beides lässt sich durch die directe Beobachtung besonders stark aufquellender Zellwände zeigen, z. B. dem der Epidermis der Theilfrüchte von

1) Nägeli, Sitzungsber. bayer. Akad. 1862, 8. März.

Salvia Horminum. Auch das Hervortreten der Streifung in einer zuvor homogen erschienenen Membran nach Quellung oder Quetschung muss auf dieselbe nächste Ursache zurückgeführt werden. Nicht allein fordert die Analogie diese Schlussfolgerung, sie ergiebt sich auch daraus, dass vom Beginn des Sichtbarwerdens die Streifung an bei fortdauernder Quellung oder Pressung die minder lichtbrechenden Streifen rasch sehr beträchtlich breiter werden, die stärker lichtbrechenden dagegen langsamer, und oft in einem geringeren, selbst unmerklichem Grade.

Die Differenzirung der Zellhaut in Richtung der Fläche zu Parthieen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts tritt mit besonderer Deutlichkeit an den Membranen der Erweiterungsstellen von solchen milchsaftführenden Bastzellen von Apocyneen, insbesondere der Vinca minor hervor, welche, bei beträchtlicher Länge, aus einer Reihe blasenförmiger meist langgezogener Erweiterungen, verbunden durch sehr enge cylindrische Einschnürungen bestehen, dafern diese Zellen im noch jugendlichen, dünnwandigen Zustande untersucht werden. Diese Membranen zeigen, wie längst bekannt[1]) zwei Systeme zur Längsachse der Zelle entgegengesetzt, und in spitzen, unter sich etwas verschiedenen Winkeln geneigter Streifen, deren eines, das steilere gegen die Längsachse minder geneigte, deutlicher in die Augen fällt. So betrug z. B. der Neigungswinkel zur Längsachse der Zelle des deutlicheren Streifensystems 12° 30′, des undeutlicheren 21°; und in einigen anderen Fällen 14° und 21°. In engeren Erweiterungen steigen die Streifen steiler an als in den weiteren. Auf der Wand der Verengerungen der Bastzellen wird ihr Verlauf der Zellenachse fast parallel und schwer kenntlich. Die Anwendung der stärksten Immersionsobjective lässt erkennen, dass die Streifen durchaus in einer Ebene liegen. Zwar wird in vielen Fällen bei Senkung der Mikroskoplinse das Streifensystem augenfälliger, welches dem bei höherem Stande der Linse deutlicher hervortretenden gegenläufig ist. Daraus folgt aber nicht, dass die Streifensysteme in verschiedenen Ebenen, verschiedenen Schichten der Membran liegen (statt weiterer Erörterung verweise ich auf die Darlegung des völlig analogen Falles der Streifung der Schale von Pleurosigma angulatum in Nägeli und Schwendner, Das Mikroskop, 1, p. 136). Dieser scheinbare Unterschied des Niveaus der beiderlei Streifen tritt um so mehr zurück, je vollkommenere Objective angewendet werden. Es sind somit in der Zellhaut rautenförmige Stellen stärksten Lichtbrechungsvermögens vorhanden, welche durch bandförmige Streifen schwacher lichtbrechender Membransubstanz umgränzt und von einander getrennt werden. Diese Streifen sind nicht continuirlich von gleicher Differenz mit den rautenförmigen Stellen. Da wo sie einander schneiden, sind sie noch schwächer lichtbrechend, als zwischen je zwei stark lichtbrechenden rautenförmigen Stellen Und die Streifen des deutlicher hervortretenden Systems differiren in der Lichtbrechung überhaupt stärker von den rautenförmigen Parthieen, als die des anderen Systems. Die Zellwand besteht also, der Fläche nach, sichtlich aus im Allgemeinen rautenförmigen Stellen von viererlei verschiedenem Lichtbrechungsvermögen. Die grössten, stärkstlichtbrechenden sind an den Ecken von vier Stellen geringster Lichtbrechung, an zwei gegenüberliegenden Seiten von Stellen etwas stärkeren, an den zwei anderen gegenüberliegenden Seiten von Stellen noch stärkeren Lichtbrechungsvermögens umgeben, welche letzteren aber immer noch weit mehr von dem mittleren Rhombus differiren als von den schwächst lichtbrechenden Theilen der ihn umgebenden Systeme. Die wasserhaltigeren rhombischen Areolen sind oft an verschiedenen Stellen derselben Zellhaut von beträchtlich verschiedener Grösse. Besonders umfangreiche sind reihenweise aneinander geordnet, so dass breitere, minder lichtbrechende Streifen, meist in ziemlich regelmässigen Entfernungen von einander, in der Zellwand verlaufen. — Nicht selten erscheint die Haut solcher Bastzellen auch auf dem optischen Längsdurchschnitte radial gestreift. Dies Verhältniss ist ganz Regel für solche Bastzellen der Vinca minor, deren Gestalt eine Mittelform zwischen den örtlich aufgeblähten, zwischen den Erweiterungen stark verengten, und den spindelförmigen gemeinen Bastzellen ist. Die Zellhaut ist durch auf ihren Fla-

1) v. Mohl, Erläuter. u. Vertheid., Tüb. 1836. p. 23.

chen senkrechte stärker lichtbrechende breitere, und schwächer lichtbrechende schmälere Streifen durchsetzt. Die Breite jener beträgt im Maximum 2 M.Mill., die dieser 0,5 M.Mill. Die Differenz der Stellen verschiedener Lichtbrechung ist in einer dünnen äussersten Lamelle der Zellhaut geringer, als in der inneren Hauptmasse derselben. Man überzeugt sich leicht und zur vollen Evidenz davon, dass die radialen Streifen geringeren Lichtbrechungsvermögens in die schwächer lichtbrechenden Streifen der Fläche sich verfolgen lassen, dass jene also Profilansichten dieser sind; wie auch davon, dass die stark lichtbrechenden radialen Streifen den von der Fläche sichtbaren Rhomben stärksten Lichtbrechungsvermögens entsprechen. — Diese Structur der Zellhaut beruht auf differentem Wassergehalt verschiedener Stellen. Denn sie ist am deutlichsten an frisch aus der lebenden Pflanze genommenen Zellen. Zusatz concentrirter Lösungen von Zucker oder Glycerin macht sie undeutlicher; Auswaschen mit absolutem Alkohol in noch höherem Grade, so dass meist das eine Streifensystem der Beobachtung entschwindet. Noch mehr tritt die Streifung zurück, wenn die Zellen völlig austrocknen und innerhalb einer Luftschicht beobachtet werden: in diesem Falle verschwindet die Streifung bisweilen völlig an Zellen, welche befeuchtet sie aufs Deutlichste zeigen. In anderen Fällen tritt sie dagegen deutlicher hervor, als in Alkohol, wie es scheint, dadurch, dass in den wasserhaltigsten Stellen Zerreissungsspalten auftreten. — Erhöht man den Flüssigkeitsgehalt der dichtesten Stellen der Membran durch Anwendung eines energisch wirkenden Quellungsmittels, z. B. die Kalilauge, so wird die Streifung gleichfalls undeutlich: Bei vorrückender Ausbildung und Wandverdickung dieser Zellen bildet sich in den inneren Schichten diejenige Streifung stärker aus, welche minder steil ansteigt als die hervortretendste Streifung in den älteren äusseren Schichten. In Folge davon erscheinen bei mittlerer Vergrösserung die innern Lamellen der Haut den äusseren gegenläufig gestreift.

Weit minder deutlich ist die Streifung der spindelförmigen, dickwandigen, nicht stellenweise erweiterten Bastzellen von Vinca. Gemeinhin ist nur ein Streifensystem deutlich ausgebildet, und sehr häufig ist die leicht sichtbare Streifung in den äusseren Lamellen der Zelle derjenigen gegenläufig, welche in den innern Lamellen derselben Zelle hervortritt. Dass hier in der That in verschiedener Tiefe der Zellhaut verschieden geneigte Streifung vorhanden ist, wird dadurch unzweifelhaft, dass manchmal auch neben jeder der deutlich hervortretenden Streifungen ein zweites Streifensystem schwach sichtbar ist. Dieses ist dann in den inneren Schichten stets um Vieles steiler als das ihm gleichwandige der äusseren Schicht, und umgekehrt.

In der jungen secundären Rinde der knollenförmigen Anschwellungen der Wurzeln von Phlomis tuberosa verlaufen Bündel mässig langgestreckter, dünnwandiger prosenchymatischer Zellen, den Bastzellenbündeln der Laubhölzer entsprechend. Die Wand dieser Zellen zeigt eine Differenzirung in Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens von Rechteckform. Quadratische Stellen stärkster Lichtbrechung sind eingefasst von schmaloblongen, bandförmigen Stellen minderer Dichtigkeit, welche Systeme sich rechtwinklig kreuzender Parallelstreifen darstellen. Die Neigung derselben gegen die Zellenachse ist verschiedenartig; sie schwankt für die steileren Parallelstreifen zwischen 10° und 40°. Eine ähnliche Structur ist in den Zellmembranen der jene Zellenbündel begleitenden Gewebemassen aus secundärem Rindenparenchym zu erkennen, bald sehr deutlich, bald nur andeutungsweise. An diesen Rindenparenchymzellen namentlich lässt sich die Ueberzeugung gewinnen, dass die quadratischen dichteren Stellen auch auf der Durchschnittsansicht der Zellhaut als Stellen stärkeren Lichtbrechungsvermögens hervortreten, die von den dazwischen eingeschalteten Stellen schwächeren Lichtbrechungsvermögens nur durch grössere Dichtigkeit, aber nicht durch grössere Dicke der Zellhaut sich unterscheiden. Die Länge einer der Seiten der dichteren Stellen fand ich 4 bis 4,9 M.Mill.; die Breite der minder dichten 2 bis 2,4 M.Mill.

Einen sehr hohen Grad der Differenzirung zu Areolen sehr verschiedener Dichtigkeit und sehr verschiedenen Lichtbrechungsvermögens erlangt die äussere Membran, die Exine, vieler Pollenkörner und die gleiche Membran mancher Sporen. Sehr junge Pollenkörner und Sporen zeigen durchgehends gleiches Lichtbrechungsvermögen dieser Membran; und häufig auch gleich-

mässige Dicke derselben. So z. B. die jungen Pollenzellen von Althaea rosea, Lavatera trimestris, Passiflora coerulea, Viscum album, die jungen Makrosporen von Selaginella hortorum, Pilularia globulifera, Salvinia natans. Die Membranen sind gleichmässig durchscheinend, ihre Aussenflächen glatt. Mit vorrückender Ausbildung tritt in Richtung der Flächen eine Scheidung in Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ein. Zunächst meist in grossem Maassstabe: relativ umfangreiche, minder lichtbrechende, polygonale oder rundliche Stellen der Membran sind von band- oder streifenförmigen dichteren Theilen der Membran umschlossen, so dass letztere ein Netzwerk bilden, — oder stäbchenförmige, auf der Membranfläche senkrecht stehende Parthieen dichterer Substanz sind der minder dichten eingelagert. In beiden Fällen sind es die dichteren Stellen, welche vorzugsweise (centrifugal) in die Dicke wachsen. Die dichteren Streifen entwickeln sich zu über die Aussenfläche der Membran vorragenden Leisten: so z. B. am Pollen der Passifloren, Lilien, den Sporen von Selaginella hortorum; — die dichteren Areolen zu Spitzen, so u. A. am Pollen von Malvaceen, von Cucurbita, von Astrapaea, von Pharbitis hispida. Ist das centrifugale Dickenwachsthum der Membran sehr beträchtlich, so können sich in der Richtung senkrecht auf die Membranfläche mehrere von einem Maschenwerk dichter Platten umschlossene Räume minder dichter Substanz hinter einander ausbilden: so an den Makrosporen von Salvinia und Pilularia, deren Exosporium einen auf den ersten Blick zelligen Bau zeigt[1]). — Innerhalb der in solcher Weise differenzirten umfangreicheren Stellen verschiedener Dichtigkeit tritt häufig noch eine weitere Sonderung in sehr kleine Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ein. Insbesondere gilt dies von den minder dichten Parthieen der Membran. Auch Pollenkörner und Sporen, welche jener Differenzirung der äusseren Membran in grössere Parthieen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens entbehren, erfahren bei Herannahen der Reife die Sonderung in sehr kleine Areolen auffallend verschiedener Dichtigkeit. Die zuvor glasähnlich durchsichtige Membran wird mehr und mehr opak, in Folge der Juxtaposition von sehr kleinen Theilchen, welche das durchfallende Licht höchst verschieden brechen. — Dass diese verschiedenartige Lichtbrechung auch hier auf verschiedenem Wassergehalte beruht, geht aus folgenden Thatsachen hervor. Die Exine von durch Quetschung ihres Inhalts entleerten Pollenzellen (z. B. von Mirabilis Jalapa, Viscum album, Pharbitis hispida, Scorzonera hispanica), welche mit ätherischen Oelen durchtränkt ist, erscheint hyalin. Die Differenz der Verwandtschaft der Membransubstanz zu ätherischen Oelen ist in den verschiedenen Areolen der Exine weit minder beträchtlich, als die zu Wasser. Die Unterschiede der Lichtbrechung sind gering. Werden solche Pollenkörner in Wasser gebracht, so imbibirt die Membran allmälig Wasser, während Oel in Tröpfchen ausgeschieden wird. In dem Maasse, als das Wasser in die Exine eindringt, wird sie undurchsichtig. Die minder dichten Theilchen nehmen sehr viel, die dichteren sehr wenig Wasser auf, und so werden innerhalb der Membran eine Menge spiegelnder und Licht ablenkender Flächen gebildet. — An sehr zarten Durchschnitten mancher Pollenhäute ist die Zusammensetzung aus im Allgemeinen prismatischen, auf den Flächen senkrechten Theilchen verschiedenen Brechungsvermögens direct mikroskopisch wahrnehmbar[2]). So bei Malvaceen, bei Geranium, Astrapaea. Die dichteren Parthieen widerstehen energischer der Einwirkung von Schwefelsäure als die minder dichten. Sie lassen sich nach Behandlung von Pollenkörnern mit dieser Säure leichter unterscheiden, unter Umständen selbst durch Quetschung und Rollung isoliren (Fritzsche's Pallisadenkörper)[3]).

Die Areolen geringeren und grösseren Lichtbrechungsvermögens, zu welchen die Zellhaut in Richtung der Fläche sich differenzirt, sind in der Mehrzahl der Fälle so klein, dass ihr Vorhandensein auch bei Anwendung der besten, gegenwärtig zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel nur in dem Auftreten von Streifensystemen auf der von der Fläche gesehenen Zellhaut sichtbar wird; von Systemen unter sich paralleler, sich kreuzender Streifungen von zweier-

1) Als solcher von Schleiden aufgefasst: Grundzüge, 1. Aufl. p. 97; die richtige Deutung ist zuerst von Mettenius gegeben: Beitr. z. Kenntn. d. Rhizokarp. Frankf. 1846, p. 17, 18.

2) Vergl. Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 5, 8, 16, 18 u. s. w.

3) Fritzsche, ub. den Pollen, Mém. Ac. St. Petersb., Sav. étr. 3, 1837, p. 724.

oder dreierlei Art, welche so dicht einander genähert sind, dass sie nur mit Schwierigkeit gezählt und gemessen werden können. Von diesen Streifungen sind die in der einen Richtung verlaufenden gemeiniglich stärker ausgeprägt, und leichter zu unterscheiden als die der anderen. Der Verlauf der Streifungen folgt dreien verschiedenen Typen. Bei vielen Confervaceen ist die Richtung des einen Streifensystems der Längsachse der Zelle parallel; das andere System kreuzt dieses erstere rechtwinklig. So bei Chaetomorpha crassa und aerca[1]), Cladophora fracta (hier ganz besonders deutlich) und glomerata (bei letzteren leicht zu erkennen an entleerten Mutterzellen ausgeschlüpfter Schwärmsporen)[2]). Die Längsstreifen, welche häufig etwas wellig verlaufen, treten deutlicher hervor, als die queren. Bei einigen Confervaceen treten auch Andeutungen eines dritten, gegen die Zellenachse geneigten Streifensystems hervor[3]). Auch die Zellhäute der Characeen zeigen zwei sich rechtwinklig kreuzende Streifensysteme. Feine, wellige Querstreifen bilden ein Netz breitgezogener Maschen, welche von oft wellig verlaufenden Streifengruppen der Länge nach durchzogen werden[4]). Weit häufiger sind die Streifensysteme gegen die Zellenachse geneigt. Schwach geneigt bei Cladophora hospita[5]). Der Winkel des steileren Streifensystems mit der Zellenachse beträgt 13—27°, der des anderen 69—89°; beide Systeme schneiden sich nicht unter rechten Winkeln, sondern unter solchen von 78—86½°[6]). Die steileren Streifen sind auch hier die stärker hervortretenden. Die Zellwände des farblosen Gewebes zwischen Epidermis und grünem Rindenparenchym der Zweige der Pinus Abies L. sind mit einem Netze aus schmalen rhomboïdischen Maschen gezeichnet. Die beiden Systeme paralleler Streifen kreuzen sich unter Winkeln von 10—20°; die Neigung zur Zellenachse ist variabel[7]). — Die sogenannten Elateren der Equiseten — zwei parallele Schraubenbänder, in welche die Membran der Specialmutterzelle durch Verflüssigung ihnen paralleler, minder verdickter Streifen sich spaltet — sind schräg gestreift, in der Windung des Bandes widersinniger, aber weit steilerer Richtung. An den spatelförmigen Enden des Bandes tritt eine den Rändern desselben parallele Streifung hervor[8]). Bisweilen erkennt man ausser der Schrägstreifung des Bandes eine diese kreuzende, den Seitenrändern parallele zartere Streifung. Die Zellmembranen der Valonia utricularis lassen drei Streifensysteme erkennen. Die stärksten Streifen schneiden die Zellenachse fast rechtwinklig. Die mittleren sind derselben nahezu parallel, sie schneiden die Querstreifen unter Winkeln von 78—83°; die schwächsten haben schiefe Richtung, zu den Querstreifen in Winkeln von 53—58° geneigt. Die Breite der Querstreifen beträgt 1,5—1,6 M.Mill., woraus sich durch Rechnung für die Längsstreifen eine Breite von 1,2—1,4 M.Mill., für die Schrägstreifen eine Breite von 1—1,1 M.Mill. ergiebt: für die schwächst hervortretenden also die geringste Breite. — Aehnlich verhält sich die Zellmembran von Microdictyon Agardhianum Decsne[9]). In der sehr deutlich längs- und quergestreiften Membran der Zellen von Chamaedoris annulata sind bisweilen noch zwei Systeme zarter schiefer sich kreuzenden Streifen zu sehen, eine Erscheinung die ausnahmsweise auch bei Valonia beobachtet wurde. Auch in diesen Fällen ergiebt die directe Messung der deutlichsten, die Berechnung der Breite der minder deutlichen Streifen für jene die grösseren, für diese die geringeren Querdurchmessor. Auf queren Durchschnitten der Zellmembranen von Chamaedoris erscheinen die Längsstreifen mehr oder weniger deutlich als Linien, welche die Schichten rechtwinklig oder schiefwinklig schneiden. In letzterem Falle sieht man noch ein zweites Streifensystem, welches nach der anderen Seite geneigt mit jenem sich kreuzt[10]). Unter den Zellen

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 758.

2) Gute Abbildung bei Thuret, Ann. sc. nat. 3. S., 14, Tf. 16, f. 9.

3) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai. 4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 14.

5) v. Mohl a. a. O. p. 758. 6) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.

7) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.

8) Pringsheim in Bot. Zeit. 1853, p. 243, welcher annimmt, die Streifung des Bandes beruhe auf der Umschlagung eines, den spatelförmigen Enden analog gestreiften seitlichen dünneren Anhängsels, des Restes der dünneren Stelle der Zellhaut; — diese Annahme wird durch Betrachtung jüngerer Entwickelungszustände widerlegt.

9) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai. 10) Derselbe a. a. O.

der Pulpa, welche die Samen der Hymenaea coubaril innerhalb der derbwandigen Hülse umschliesst, finden sich solche, welche 1—4 Systeme von Streifen in der Flächenansicht der Wand erkennen lassen; wenn vier, zwei Systeme von Quer- und zwei von Längsstreifen. Die beiden Querstreifensysteme sind sehr zart und ziemlich symmetrisch; jedes ist zur Zellenachse unter 65—75° geneigt. Die Breite eines Streifens beträgt 0,7—1,2 M.Mill. Die Längsstreifen sind zuweilen ebenso fein, zuweilen zwei- bis dreimal stärker. Die zarteren stellen zwei ziemlich symmetrische, gegen die Zellenachse unter 10—20° geneigte Systeme dar. Die breiteren verlaufen stellenweise parallel, sind anderwärts verzweigt, anderwärts gebogen. Vielleicht beruht das Auftreten dieser stärkeren Streifen auf örtlicher Verdickung oder Faltung der Membran[1]). Die Holzzellen von Coniferen und Laubhölzern zeigen sehr allgemeine Andeutungen des Vorhandenseins zweier sich kreuzender Systeme von Schrägstreifen, die an der frischen Zelle nur stellenweise, an den Orten stärkster Ausbildung hervortreten, nach mässigem Aufquellen durch Maceration in chlorsaurem Kali und Salpetersäure aber deutlicher kenntlich werden. Dabei ist es ein bei starker Neigung dieser Streifen zur Zellenachse sehr häufig vorkommendes Verhältniss, dass in der einen Längshälfte der Zelle die Streifen des einen dieser Systeme, in der anderen diejenigen des anderen Systems vorzugsweise oder ausschliesslich bis zu dem Grade ausgebildet sind, dass sie in der nur mit Wasser durchtränkten, oder nur sehr schwach aufgequollenen Zelle wahrgenommen werden können. Die ganze Wand der Zelle erscheint in Folge dieses Umstandes von Ringstreifen durchsetzt: »Querstreifen die meist mehr oder weniger schief, selten rechtwinklig über die horizontal liegende Holzzelle verlaufen. Man sieht dieselben bei jeder Einstellung des Focus von der zugekehrten bis zur abgekehrten Fläche, sowohl in der Mitte als zu beiden Seiten[2])«. Die Ringstreifen sind gegen die Zellenachse stark geneigt, unter Winkeln von 60° bis 85°. In der nämlichen Zelle sind die Neigungswinkel die gleichen, die Ringstreifen unter sich parallele. An frischen Zellen finden sie sich vereinzelt, in beträchtlichen, wechselnden Entfernungen von einander. Bisweilen kommen an derselben Zelle zweierlei entgegengesetzt geneigte, selbst sich kreuzende Ringstreifen vor. Die Neigungswinkel der beiderlei Streifen sind annähernd die gleichen. An stärker aufgequollenen, z. B. mit Schwefelsäure behandelten Zellen erscheint die ganze Zellwand aus zwei Systemen sich kreuzender dichtgedrängter Ringstreifen zusammengesetzt. Im optischen Längsdurchschnitt der Zellwand stellen sich die Ringstreifen als Schrägstreifen dar, welche in beiden Längshälften der Zellhaut die gleiche Neigung zur Zellenachse haben. So z. B. bei Pinus Abies L. und sylvestris. In Holzzellen mit steil ansteigender Streifung verlaufen die Streifen schraubenlinig[3]): mit anderen Worten, es ist dasselbe Streifensystem rings um die Zelle gleichmässig bevorzugt ausgebildet. So in Holzzellen von Pinus Abies L., deren Wandstreifen mit der Zellenachse Winkel von 45° bis 55° bilden. Bisweilen ist noch ein zweites, mit dem ersten sich kreuzendes, weit schwächer ausgebildetes System steiler schraubenliniger Streifen vorhanden. — »Die ring- und die schraubenlinige Streifung kommen bisweilen in derselben Zelle vor, ja selbst auf kürzeren oder längeren Strecken derselben Zelle vereint neben einander. Die Spiralstreifen sind dann auf den zugekehrten Flächen als zwei schief sich kreuzende Liniensysteme, die Ringstreifen dagegen vorzugsweise am Rande, und zwar je nach der Lage der Zelle entweder als ein System von horizontalen, oder als zwei Systeme von sich kreuzenden schiefen Linien sichtbar«[4]). — Es darf hieraus mit Wahrscheinlichkeit erschlossen werden, dass in der Membran der Holzzellen vier Systeme sich kreuzender Streifen von abwechselnd dichterer und minder dichter Substanz vorhanden seien, wobei die dichtesten Areolen in quincuncialer Anordnung stehen würden. — Alle Holzzellen erscheinen auf dem Querschnitt, nach Aufquellung, in den gequollenen Schichten ihrer Membran radial gestreift[5]). Die Streifen verlaufen an den ebenen Seiten der Zellen meistens parallel, an den Ecken und gebogenen Seiten divergiren sie und werden nach aussen zahlreicher. An besonders deutlichen Objecten sieht man, dass sie nach Aussen hin sich verzweigen, indem ein Streifen in 2—3 sich theilt. Sie

1) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
2) Derselbe, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli.
3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 326. 4) Nägeli a. a. O. 5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 325.

sind abwechselnd heller und dunkler, indem sie aus dichterer und minder dichter Masse bestehen. Auch die schwieriger aufquellenden Lamellen der Membran — bei vielen die innerste, bei allen die äusserste Lamelle der Zellhaut — zeigen auf dem Durchschnitt nach kräftiger Einwirkung energischer Quellungsmittel Gliederung: sie lösen sich in Reihen dichtgedrängter, sehr kleiner dichterer Knötchen auf[1]. Somit giebt die Differenzirung der Zellmembran zu Stellen verschiedener Dichtigkeit auch in der Durchschnittsansicht sich zu erkennen.

Auch auf den verdickten Wandstellen, bisweilen selbst auf den nicht verdickten, von Gefässzellen ist nicht selten ein System, oder sind zwei sich kreuzende Systeme von Schrägstreifen kenntlich. So schon in Wasser auf den Treppengefassen von Cyathea dealbata, den getüpfelten Gefässen von Viburnum Lantana, der Wurzel von Populus dilatata, des Stammes von Hakea pectinata; — und nach Aufquellen in Schwefelsäure auch an den abrollbaren sog. Spiralfasern des Blüthenschafts von Hyacinthus orientalis, die dann im Profil eine ähnliche Auflösung zu Reihen von Körnchen darbieten, wie die dichteste äusserste Lamelle der Holzzellenmembranen. — Auch die Höfe der Poren von Coniferen (Pinus sylvestris und Abies L.) lassen eine, in Bezug auf den Porus radiale Streifung erkennen. Ebenso sind die Wände der behöften Porenkanäle von Robinia Pseudacacia gestreift, und es tritt die Differenzirung in dichtere und minder dichte Stellen sowohl in der Flächen- als in der Durchschnittsansicht hervor[2]. Aehnliche Streifungen, wie die besprochenen Holzzellen, zeigen viele Bastzellen. Nur dass die Streifung auf der Durchschnittsansicht der Wand kaum andeutungsweise sichtbar ist. Frische, aus vegetirenden Stängeln genommene Bastzellen von Linum usitatissimum zeigen mir in der Regel eine steil rechtsumläufige, seltener linksumläufige Parallelstreifung der Wand. Bisweilen sieht man Andeutungen eines entgegengesetzt geneigten Systems von Parallelstreifen, welches das deutlich hervortretende unter Winkeln von 10—15° schneidet. Ausserdem finden sich hier und da in der Zellhaut vereinzelte, schräge Streifen minder dichter Substanz, gegen die Zellenachse in Winkeln von 45°—80° geneigt. Sie verlaufen häufig nur über eine Hälfte der Zellwand, stellen selten ein kurzes Schraubenband von 1½—2 Windungen dar; öfters aber schräge Ringe, indem der Streifen eine, von zwei zur Zellenachse geneigten Parallelebenen begränzte Zone einnimmt. Schräge Ringe entgegengesetzter Neigung finden sich nicht selten an verschiedenen Stellen einer und derselben Zelle. Das Vorkommen dieser wenig steilen Streifen ist kein häufiges. Viele Bastzellen entbehren ihrer gänzlich. Sie finden sich vorzugsweise an Stellen, welche bei der Präparation der Zellen Dehnung und Zerrung erlitten; vielleicht ausschliesslich an solchen[3]. — Die Bastzellen der Chinarinde lassen eine wenig starke schraubenlinige Streifung der äusseren Membranschichten, eine weit steilere, jener oft gegenwendige der inneren Schichten erst nach stärkerem Aufquellen in Schwefelsäure völlig deutlich erkennen. Bisweilen zeigt sich eine schwächer ausgeprägte, jene Streifensysteme kreuzende Streifung in den nämlichen Lamellen. Auch Ringstreifen kommen vor, sowohl solche gleicher Neigung als gekreuzte. Aehnlich die Bastzellen von Cannabis sativa[4]. Besonders deutlich ist die parallele schraubenlinige Streifung, oft in zwei sich kreuzenden Systemen ausgebildet, in den Membranen der dünnwandigen, langen, unverzweigten Bastzellen der Rinde von der Weisstanne (Pinus Picea L.). — Das Auftreten der Streifung auf Zellmembranen, welche frisch unter Wasser mit unsern optischen Hülfsmitteln von der Fläche betrachtet homogen erscheinen, nach Behandlung mit Quellungsmitteln, die stärker als Wasser die Membransubstanz auflockern, ist ein Vorkommen von weitester Verbreitung. Den Beispielen, welche bei Erörterung der Streifung von Holz- und Bastzellenmembranen angeführt wurden, seien hier noch einige besonders schlagende hinzugefügt. Die Treppengefässe von Pteris aquilina zeigen frisch keine Streifung; nach Maceration in einem kalten Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure sind sie aufs Deutlichste den spaltenförmigen Tüpfeln parallel gestreift. Auf der Membran der Bastzellen von Cinchona calisaya wird nach derselben Maceration eine zarte schräge Streifung deut-

1) Nägeli a. a. O. 2) Derselbe a. a. O.
3) Ausgetrocknet gewesene Linfasern geben ein ganz anderes Bild; siehe weiter unten.
4) Nägeli a. a. O.

lich, welche auf Durchschnitten der trocken gewesenen Rinde nach Durchfeuchtung nur mit Wasser in keiner Weise zu erkennen war. Die Membranen mit Wasser durchfeuchteter trocken gewesener Baumwollenfasern erscheinen von der Fläche gesehen homogen oder doch nur mit Spuren von Streifung. Lässt man sie in verdünnter Schwefelsäure aufquellen, so tritt schraubenlinige Streifung hervor, die bald rechts-, bald linkswendig ist, nicht selten im nämlichen Haare die Richtung wechselt, und in den äusseren Schichten der Wand steiler ansteigt als in den inneren[1]). In vielen Fasern werden zwei sich kreuzende Streifensysteme sichtbar. Aehnlich verhalten sich die Baumwollenhaare im Beginn der Aufquellung bei Behandlung mit Kupferoxydammoniak, nur ist, bei stärkerem Aufquellen, die Differenz der Dichtigkeit der verschieden lichtbrechenden Streifen weit geringer, die Streifung minder deutlich.

Die Zusammensetzung von Membranenschichten aus Areolen verschiedenen Wassergehaltes wird noch anschaulicher in einigen Fällen starker Wasseraufnahme der alternden Zellhäute von wasserbewohnenden niederen, grosszelligen Gewächsen, sowie der Membranen der Specialmutterzellen der Makrosporen einiger Rhizokarpeen nach Ausbildung der Sporen.

Die zu Gallerte aufgequollene äusserste Schicht der Zellhaut grosser Spirogyraarten z. B. Sp. lubrica, orthospira Näg. zeigt auf den optischen Durchschnitt dicht gedrängte, feine quer sie durchsetzende Streifen minder dichter Substanz, die mit Iod sich leicht gelbbraun färben, während die stärker lichtbrechende Substanz zwischen ihnen farblos bleibt[2]). An Zellen, in deren Haut diese Streifen besonders stark ausgebildet sind, erscheint die Membran von der Fläche gesehen mit einem Netze im allgemeinen sechseckiger Areolen überzogen, deren Gränzen jenen minder dichten Streifen entsprechen[2]). Noch deutlicher tritt ein gleichartiger Bau in der kugeligen Umhüllung aus dichter Gallerte hervor, zu welcher die äusserste Schicht der Zellmembran von Didymocladon furcigerus und Staurastrum tumidum aufzuquellen pflegt. Diese Hülle ist aus gestutzten hexagonalen Kugelpyramiden aus dichterer Masse zusammengesetzt, zwischen denen ein Maschenwerk aus minder dichten Platten verlauft.

Die Membranen der zeitig sich vereinzelnden Specialmutterzellen der Mikro- und Makrosporen von Pilularia und Marsilea nehmen an dem, bei den Makrosporen überaus beträchtlichen Wachsthum der eingeschlossenen Fortpflanzungszellen theil; sie quellen dabei beträchtlich auch in die Dicke auf, werden aber bis zur Reife der Sporen nicht aufgelöst. Diese halbweichen Membranen zeigen bei Pilularia globulifera[3]) im ganzen Umfange, bei Marsilea quadrifolia nur an dem Hinterende der Spore, eine mosaikähnliche Zusammensetzung aus Stücken von Form gestutzter schlanker Pyramiden, welche durch Platten aus minder stark lichtbrechender Substanz von einander getrennt sind.

Sehr scharf ausgeprägt zeigt sich die Differenzirung der Membransubstanz zu schraubenlinig um die Achse der Zelle verlaufenden Streifen verschiedener Dichtigkeit in den bei der Reife der Zellenachse parallel excessiv aufquellenden Wänden der Epidermiszellen der Theilfrüchte mancher Labiaten, die Samen einiger Polemoniaceen, Acanthaceen, Cruciferen. Bei reichlicher Wasseraufnahme tritt in derselben eine Sonderung in sehr stark aufquellende und in weit weniger Wasser aufnehmende parallele Schraubenstreifen hervor. Die Differenz der Wasseraufnahme ist so beträchtlich, dass jene zu formloser Gallerte zerfliessen, diese relativ fest bleiben. Die festeren Schraubenstreifen einiger solcher Zellen zerfallen bei fernerer Wasseraufnahme in mehrere Parallelstreifen, indem bandförmige Parthieen ihrer Masse, die zwischen Streifen geringerer Wassercapacität eingelagert sind, bei reichlicher Wasserzufuhr dessen mehr aufnehmen, als die angränzenden, wenig quellungsfähigen Streifen. Diese Spaltung erfolgt in eini-

1) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1865, 9. Juli. 2) A. Braun, Verjüngung, p. 264.
3) Hofmeister, vergl. Unters.

gen Fällen parallel die Zellenachse (Salvia Horminum), in anderen zu ihr senkrecht oder stark geneigt (Teesdalia nudicaulis). — Auf den Flächen der scharf geschiedenen, relativ breiten dichteren und weit minder dichten Schraubenbänder, in welche die Zellhaut sich spaltet, ist häufig noch eine feinere, den Rändern der Bänder parallele Streifung zu beobachten, welche der Streifung der Zellmembranen von Valonia oder Cladophora entspricht. Die mehr oder minder quellenden Bänder sind somit als Gruppen auch in der Richtung senkrecht zur Längsachse des Bandes sehr zahlreicher Areolen wasserreicherer und minder wasserreicher Membransubstanz zu betrachten. Die Zahl der wasserreicheren Areolen überwiegt in den stark gequollenen Streifen und umgekehrt.

Aus den aufquellenden Zellen der Epidermis der Merikarpien vieler Labiaten treten in den einfachsten Fällen die mittleren und innersten Schichten der Zellhaut bei Befruchtung als gekrümmte hohlkegelförmige Gallertschläuche aus den gesprengten äussersten Schichten der Epidermiszellen hervor: als Gallertmassen, welche zwar eine zarte concentrische Schichtung, aber keinen beträchtlichen und beständigen Unterschied der Dichtigkeit zwischen den innersten, mittleren und äussersten Schichten erkennen lassen. Während der Streckung wird der Gallertschlauch um seine Achse gedreht. So bei Ocymum basilicum, Dracocephalum moldavicum. Diese Gallertschläuche sind linksumläufig schraubenlinig gestreift, der Art, dass dichtere und minder dichte Streifen wechseln. Die Breite eines Streifenpaares ist bei Ocymum basilicum 0,6—1,5 M.Mill. Die Streifen verlaufen in den innern Schichten steiler, als in den äussern[1]). Die Streifung ist der Drehung des Schlauches gegenläufig. Die stärkste Ausdehnung der aufquellenden Schläuche ist senkrecht zur Streifung; die Schläuche deshalb stets gedreht. Je weiter das Aufquellen vorschreitet, um so steiler ansteigend wird die Streifung. Die Länge des Gallertschlauches nimmt zu, aber ein absolutes Wachsen des Durchmessers findet nicht statt. Aus diesem Verhältnisse folgt mit Nothwendigkeit, dass die minder dichten Streifen rechtwinklig zur Streifungsrichtung vorwiegend sich ausdehnen. Ein Aufquellen der Wände des Schlauches in der Streifung paralleler und in zur Fläche senkrechter radialer Richtung findet zwar auch statt. Denn der Querdurchmesser des Schlauches verringert sich nicht merklich während des Aufquellens. Aber die Volumenzunahme in diesen letzteren Richtungen ist nicht beträchtlich genug, um die Dicke des Schlauches überhaupt zu steigern. — Complicirtere und noch anschaulichere Verhältnisse walten in den Epidermiszellen der Perikarpien von Salvia, in den Haaren der Früchte von Senecio, in den Zellen der Aussenfläche der Samenschalen der Collomien ab. Die Epidermiszellen der Merikarpien der Salvia Horminum L. sind von gestreckt prismatischer Form, relativ länger gegen den Scheitel, kürzer gegen die Basis der Theilfrüchte hin. Bis zu der Zeit, da der im eingeschlossenen Samen befindliche Embryo die erste Anlage der Kotyledonen hervortreibt, zeigen die Wände dieser Epidermiszellen kein ungewöhnliches Quellungsvermögen der dünnen Wände. Von da ab aber verdicken sich die Wände erheblich, im ganzen Umfang der Zelle ziemlich gleichmässig, und die mittleren und inneren Schichten der verdickten Wände quellen mit Wasser stark auf, fast ausschliesslich in longitudinaler, den Seitenflächen der Zelle paralleler Richtung. Auf früheren Zuständen zeigen die Epidermiszellhäute von Merikarpien, die einige Tage lang in absolutem Alkohol gelegen haben, in Alkohol untersucht keine Spur einer Sonderung der inneren Schicht der dicken Wand in verschiedenen Lamellen. Die Schichtung tritt auch nach Wasserzusatz und Aufquellung nicht hervor. Wohl aber wird nach Einwirkung von wenig Wasser im äusseren Theile der sich streckenden Membranschicht eine feine, durch die ganze Dicke der aufquellenden Wandschicht gehende, in der Regel linksumläufige schraubenlinige Streifung sichtbar. Diese Streifung verschwindet wieder, wenn bei Zusatz von vielem Wasser die Aufquellung fortschreitet. Im Vergleich mit späteren Zuständen ist das Aufquellungsvermögen noch gering. Es steigert die Länge der quellenden Schichten auf kaum das Dreifache der ursprünglichen Länge, und sprengt nicht die Cuticula

[1]) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli.

der Zellen; übertrifft in seiner Streckung nicht die Dehnbarkeit der äussersten Schicht der Seitenwände der Epidermiszellen. Auch besteht keine merkliche Differenz des Quellungsvermögens der mittleren und innersten Theile der Wand. Halbreife Merikarpien zeigen schon in absolutem Alkohol eine dreifache Schichtung der Wand und weit deutlicher, als jene jungen Zellen, in wasserhaltigem Alkohol die schraubenlinige Streifung der beiden inneren Wandschichten. Insbesondere ist diese Streifung in der innersten, dichteren dieser Schichten aufs Schärfste als eine Sonderung in zwei parallele Schraubenbänder verschiedener Dichtigkeit ausgeprägt. Wasserzusatz bewirkt ein mehr als doppelt so starkes Aufquellen als zuvor, in dessen Folge die Cuticula gesprengt, ein sich drehender gebogener stumpf endender Hohlcylinder, als ein um seine Achse gedrehter Schlauch aus zu Gallerte aufgequollener Membransubstanz aus der äussersten Lamelle der Zellhaut hervorgetrieben wird, und die innerste Lamelle, durch Quellung und Dehnung des minder dichten schraubenlinigen Streifens, welcher zwischen den Windungen des dichteren verlauft, zu einem dicken linkswendigen Schraubenbande auseinandertritt. Dann zeigt sich, dass der protoplasmatische amylumlose Inhalt der Zelle von noch einer schwach lichtbrechenden Membranschicht dicht umhüllt ist, welche — der zum Schraubenband gespaltenen Membranschicht anhaftend — deren Windungen am weiten Auseinandertreten hindert, soweit sie ihr anliegt[1]). Die stark gequollene zusammenhängende äussere Schicht, wie das Schraubenband erscheinen jetzt noch homogen, selbst nach Anwendung stärker als Wasser wirkender Quellungsmittel, z. B. der Lösung von Iod in Iodkalium. Aber schon wenig weiter vorgerückte Zustände lassen nach solcher Behandlung mehrfache, der Fläche parallele Schichtung jener, und die Spaltung des Bandes durch Einschiebung eines minder dichten Mittelstreifens hervortreten. Oft differiren in solcher Weise die Epidermiszellen der Basis eines Merikarpium von den weiter entwickelten des Gipfels. An völlig reifen Merikarpien sind die Differenzirungen der quellungsfähigen Membranschichten noch hoher gesteigert. Schon bei Zusatz von wenig wasserhaltendem Alkohol erscheint der Gallertschlauch wie die zum Schraubenband zerreissende Lamelle deutlich geschichtet (das letztere in der Weise, dass die innersten Schichten die minder dichten sind), und linksumläufig schraubenlinig gestreift; das Schraubenband in Richtung der Fläche aus zwei dichteren Streifen zusammengesetzt, die durch einen minder dichten Mittelstreif getrennt sind. Bei fortgesetztem Aufquellen lässt jeder dieser dichteren Streifen in seiner Mittellinie wiederum einen minder dichten wahrnehmen. Die Substanz der minder dichten Streifen quillt mehr auf, vertheilt sich dann im umgebenden Wasser, und so zerfällt das Schraubenband in vier parallele schmale schraubenlinige Fasern[2]). — Schon in jüngeren Merikarpien übertrifft das Aufquellen der Wand in longitudinaler Richtung das in transversaler: die Länge der quellenden Schichten nimmt stärker zu, als der Umfang. Dieses Verhältniss steigert sich mit der Ausbildung der Zelle in dem Grade, dass der Gallertschlauch bis auf das Vierzigfache der ursprünglichen Zellenlänge sich streckt, wobei die Streifung der äusseren Schichten, und die Windungen des Schraubenbandes immer steiler werden; seinen Querdurchmesser aber dabei nicht vermehrt. Bei excessiver Streckung nimmt sogar die Dicke des Gallertcylinders ab: eine nothwendige Folge des Ueberwiegens des Aufquellens in zur Längsachse der Zelle paralleler über das in transversaler Richtung. — Aehnlich verhalten sich andere Salviaarten, doch ist bei keiner der darauf untersuchten die zum Schraubenband sich spaltende Schicht so stark in die Dicke entwickelt, wie bei S. Horminum; am stärksten bei S. Aethiopis[3]). Die Schrägstreifung des Gallertschlauches ist bei allen ziemlich deutlich. — Die Wände der cylindrischen Epi-

1) Das Vorhandensein dieser Schicht ist zwar von Nägeli, meiner früheren Angabe gegenüber, in Abrede gestellt worden (Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli). Sie ist aber gleichwohl vorhanden, und giebt sich eben durch das im Texte erwähnte Zusammenhalten der Windungen des Schraubenbandes in der Umgebung des protoplasmatischen Zelleninhalts deutlich zu erkennen. — In meiner Abbildung (Ber. Sächs. G. d. W. 1858 T. 1 f. 11) ist in der Lithographie die Schattirung, welche diesen Membrantheil darstellen soll, zu hart ausgefallen.

2) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, 28; Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Ak. 1864, 9. Juli.

3) Nägeli a. a. O.

dermiszellen reifer Samen von Coltomien sind bis zum völligen Verschwinden des Lumens verdickt. Zarte Durchschnitte, in Alkohol untersucht, lassen keine Schichtung wahrnehmen; kaum dass die Aeussersten (freien und seitlichen) Lamellen der Haut durch etwas grössere Dichtigkeit von der übrigen Masse sich unterscheiden. Dagegen ist bei Collomia coccinea eine nicht weit unter der Seitenfläche jeder Zelle gelegene Schicht der Wandsubstanz, von Form eines Cylindermantels, zu zwei parallelen schraubenlinigen rechtsgewundenen Streifen differenzirt, der eine schmälere von der Dichtigkeit der übrigen Wandmasse, der andere dreimal breitere von weit grösserer Dichtigkeit, und geringerer Quellungsfähigkeit. Auf Durchschnitten, deren Dicke erheblich hinter deren querem Durchmesser einer Epidermiszelle zurückbleibt und welche durch die Achse einer solchen Zelle gehen, stellen sich die durchschnittenen Windungen des dichteren Streifens als den Seitengränzen der Zelle parallele Reihen das Licht stärker brechender viereckiger Stellen innerhalb der Wandsubstanz dar. Bei Befeuchtung quillt die Wandsubstanz in dem Mittelpunkte des Samens radialer Richtung stark auf, sich zu einem gekrümmten, linksum sich drehenden Gallertcylinder streckend und die 20—30 Windungen des schwach quellenden dichteren Schraubenstreifens auseinanderziehend. — Bei Collomia heterophylla ist die betreffende Schicht der Wand aus vier parallelen Schraubenstreifen dichterer Substanz zusammengesetzt, welche 4—6 mal schmälere Streifen von Wandmasse zwischen sich einschliessen, deren Dichtigkeit der der übrigen Schichten gleichkommt; im Uebrigen sind die Verhältnisse die nämlichen[1]). Der Gallertcylinder zeigt bisweilen sehr zarte, schwierig wahrzunehmende, rechtsumläufige Schraubenstreifung. Eben solche Streifung kommt auf den Schraubenbändern nach Behandlung mit Schwefelsäure zum Vorschein[2]). — In der quellungsfähigen Wandsubstanz der Epidermiszellen der Samen einiger Cruciferen sind dichtere, wenig Wasser aufnehmende Streifen der Membran in der Art angeordnet, dass sie in Anzahl unter sich parallel zu einem Bande verbunden, schraubenlinig um die Zellenachse (ein im Mittelpunkt der Aussenfläche der Zelle errichtetes Perpendikel) verlaufen, so dass in der verdickten Wand abwechselnd dichtere und minder dichte schmale Streifen, zu einer bandförmigen Platte vereinigt, in sehr wenig steiler Schraubenwindung die Masse der Membran durchziehen, auf der oberen wie auf der unteren Fläche von einer dünnen Platte stark und gleichmässig aufquellender Substanz begleitet. Die Aufquellungsrichtung ist auch hier eine doppelte: senkrecht zur Aussenfläche der Zellen und stark geneigt zu derselben. Am Deutlichsten ist dieses Verhältniss bei Teesdalia nudicaulis. Die freie Aussenwand und die Seitenwände der tafelförmigen, etwa halb so hohen als breiten Zellen sind bis zum beinahe vollständigen Verschwinden des Zellraumes verdickt, von dem nur ein sehr niedriger Theil übrig bleibt, von Form einer planconvexen Linse die mit der Wölbung nach Aussen gewendet ist. Dünne Durchschnitte der Schale reifer Samen in absolutem Alkohol untersucht zeigen eine scharfe Abgränzung der äussersten Lamelle (Cuticula) und der je zwei Zellen gemeinsamen mittleren Platte der Seitengränzen zweier Zellen von der das Licht schwächer brechenden übrigen Masse; in dieser einen undeutlich begränzten Unterschied einer dünnen äusseren von einer mindest dichten breiten innersten Lage. Bei Zusatz von sehr wenig Wasser (z. B. einer concentrirten Glycerin- oder Chlorcalciumlösung) tritt in dem oberen Theile der inneren Schicht der Wand unter schwachem Aufquellen derselben sehr deutliche Schichtung auf. Jede Schicht quillt im Mittelpunkte weit stärker in zur Aussenfläche der Zelle senkrechter Richtung als an den Seiten: die Schichten erscheinen somit als die Profile in einander geschachtelter Kappen, deren äusserste am stärksten gewölbt sind. Die seitlichen äussersten Lamellen der Zellen nehmen zunächst an dieser Dehnung Theil, und so strecken sich die Zellen bis zur fünffachen Höhe der Breite ohne Zerreissung der Cuticula. Bei Zusatz von mehr Wasser tritt aber zunächst diese Zerreissung ein, eine Säule aus Gallerte, scheinbar aus aufeinandergestülpten Glocken bestehend, tritt aus den nicht weiter aufquellenden seitlichen Lamellen der Zellen hervor[3]). In dem Maasse, als sie bei fortdauernder Quellung höher sich er-

1) Hofmeister a. a. O. p. 29. 2) Nägeli a. a. O.

3) Die Existenz dieser glockenähnlichen Schichten wird von Zahel in Abrede gestellt (Bullet. de Moscou 1861, p. 415). Dies kann nur daher rühren, dass Z. nicht das Hervortreten der

heht, sondern sich aus der his dahin homogen erschienenen, allmälig in die Quellung eintretenden inneren Parthie der Haut neue Lamellen aus. In den tiefer stehenden Lamellen nimmt das im Mittelpunkte bestehende Uebermaass der Quellung in Richtung der Zellenachse mehr und mehr zu, so dass die unterste Gliederung der Säule die Form eines schlanken stumpfen Kegels erhält. Bei Fortschreiten der Aufquellung wird auf den glockenähnlichen Gliederungen eine feine rechtsumläufige Schrägstreifung sichtbar; dichtere Streifen wechseln mit minder dichten; die Dichtigkeit überhaupt nimmt in jedem einzelnen der glockenähnlichen Abschnitte von unten nach ohen hin ab. Weiterhin wird die aufgequollene Membransubstanz grossentheils verflüssigt, die oberen Wolhungen der glockenähnlichen Lamellen gänzlich; im unteren Theile die weicheren Streifen; es hleiben nur die dichteren übrig; und man erkennt nun, dass diese durch die ganze Länge der Säule hindurch zusammenhängende Fasern sind, die in Form einer Locke, in vier (oder mehr, bis sechs) parallelen rechtswandigen Schraubenlinien verlaufen. Daraus geht hervor, dass die scheinbar in einander geschachtelten anscheinenden Glocken nichts sind, als die Durchschnittsansichten der Windungen einer einzigen, zusammenhängenden, auf eine doppelt gekrümmte (paraboloïdische) Fläche spiralig aufgewundenen Membranlamelle, die im Beginn der Aufquellung rascher in Richtung senkrecht zur Aussenfläche der Zelle, späterhin stärker in Richtung ihrer eigenen Fläche an Ausdehnung zunimmt. Die verdickten Epidermiszellwände der Schale sehr junger Samen quellen in geringem Grade, und gleichmässig auf, ohne eine Differenzirung in stärker und schwächer quellende Parallelstreifen zu zeigen. An halbreifen Samen tritt diese Sonderung hervor. Das minder quellende Schraubenband ist zunächst äusserst zart, schmal, nicht in mehrere Parallelbänder zerfallend; die Differenz seines Aufquellens von dem der übrigen Masse nicht beträchtlich. — Aehnliche Verhältnisse bestehen in den Epidermiszellen der Samen von Camelina sativa, nur dass hier auch die dichteren Streifen rasch verflüssigt werden[1]).

Mehrere Acanthaceen tragen auf ihren Samen angedrückte Haare, welche stark aufquellende innere Schichten der Wand, und eine nicht quellende äusserste Schicht mit stellenweisen ringförmigen oder schraubenlinigen Vorsprüngen nach innen besitzen. Bei Befruchtung treten die quellenden Schichten als ein Hohlcylinder aus Gallerte mit engem Lumen aus der zerreissenden äusseren Lamelle hervor. Bei Dipteracanthus patulus N. v. E. sah ich an diesem Gallertschlauche Andeutungen eines Baues, der dem von Teesdalia heschriebenen ähnlich ist: eine zarte rechtsumläufige Querstreifung, und zugleich einer Zusammensetzung aus auf eine Kegelfläche aufgewundenen Windungen[2]). Nägeli gieht[3]) für Dipteracanthus ciliatus und für Ruellia strepens einen einfacheren, dem von Ocymum sich annähernden Bau an. Auf die Ansicht des optischen Längsdurchschnitts des Gallertschlauches, von Dipteracanthus patulus (er erscheint schräg gestreift) ist diese Auffassung nicht anwendbar.

In vielen Fällen ist die Differenz der Dichtigkeit der einzelnen Areolen von Zellhäuten so gering, dass die Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens in der Ansicht senkrecht auf die Fläche der (dünnen) Membran nicht gesondert gesehen werden. Wohl aber sind sie auf Durchschnitte der Membran erkennbar, indem dann — bei relativ beträchtlicher Grösse der stärker lichtbrechenden Areolen — dicke Massen der verschieden dichten Substanz verschiedenartig ablenkend auf die durchfallenden Lichtstrahlen einwirken. Die von der Fläche homogen erscheinende Zellmembran zeigt auf dem Durchschnitte eine Abwechselung dichterer und minder dichter Stellen: in gewissen Fällen eine feine, zur Membranfläche rechtwinklige (selten schiefwinkelige) Streifung; in anderen eine Zusammensetzung aus verhältnissmässig breiten dichteren Stellen, welche mit minder dichten abwechseln.

Gallertschläuche aus dünnen Durchschnitten der Samenschale unter dem Mikroskop beobachtete. 1) Hofmeister a. a. O. p. 23. 2) a. a. O. 3) a. a. O.

In den dünnwandigen Gewebeelementen der secundären Rinde aller darauf von mir untersuchten Dikotyledonen besteht eine Differenzirung der Membran in Stellen stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, welche zwar mit den jetzigen optischen Hülfsmitteln bei Ansicht von der Fläche nicht sichtbar zu machen ist; bei Betrachtung von Durchschnitten der Membran senkrecht auf deren Flächen in durchfallendem Lichte in dem Wechsel hellerer und dunklerer, scharf abgegränzter Stellen der gleich dicken Membran aber deutlich sich zu erkennen giebt. Das Bild ist genau das Gleiche wie dasjenige der Membranendurchschnitte der oben besprochenen Zellen der Phlomis tuberosa, und es erscheint zweifellos, dass diese Zellen der Phlomis, welche auch in der Flächenansicht der Membranen den schachbretartigen Wechsel hellerer und dunklerer Stellen zeigen, das gleiche Verhältniss nur in noch schärferem Contraste der dichteren und minder dichten Parthieen der Haut darbieten. Die Erscheinung ist besonders bequem an tangentalen Durchschnitten der jüngsten, vor Kurzem erst von dem Cambiumringe abgeschiedenen Rinden zu sehen, insofern in dieser Richtung sehr leicht nur eine Zellschicht dicke Lamellen der Gewebe sich isoliren lassen. Ich nenne als Beispiele Robinia Psendacacia, Betula alba, Quercus pedunculata, Fagus sylvatica, Viburnum Lantana, Paulownia imperialis, Helianthus tuberosus (junge Knolle), Symphytum officinale (unterirdische Stammtheile), Pinus Picea L., Juniperus virginiana. In den Zellen, welche zu Bastzellen sich umwandeln, verschwindet diese Beschaffenheit der Zellmembran sehr bald. Die der in Zellvermehrung begriffenen Cambiumschichte nahen solchen Zellen zeigen schon bei Beginn ihrer Wandverdickung unter den nämlichen Vergrösserungen eine gleichartige Beschaffenheit der Wand, welche in den Nachbarzellen die Zusammensetzung aus verschiedenartig lichtbrechenden Theilen völlig deutlich machen. Dagegen erhält sich jene Beschaffenheit ziemlich lange in den Leitzellen (Siebröhren) der Rinde, und sehr lange in den Zellen des Bastparenchyms (secundären Rindenparenchyms). Auch in den Parenchymzellen des Holzkörpers saftiger knolliger Stämme, z. B. des Helianthus tuberosus, ist eine ähnliche Differenzirung der Membran in dichte und minder dichte Stellen noch längere Zeit nach dem Heraustreten aus dem cambialen Zustande kenntlich. Radiale Streifung der quer durchschnittenen Zellhaut findet sich ferner nicht selten an Parenchymzellen von Monokotyledonen und cambiumlosen Theilen von Dikotyledonen; doch minder beständig und deutlich. So in den Epidermiszellen der Blätter von Hakea gibbosa[1]), im Blattparenchym von Hyacinthus orientalis, Agave americana, Hakea pectinata, und deutlicher in den Epidermiszellen der Blätter der letztgenannten drei, der Frucht der Fedia cornucopiae u. A.[2]). — In dem dickwandig werdenden Theile des Pollenschlauches von Echalium agreste, welcher innerhalb des Eykerns verlauft, wird nach Behandlung mit Aetzkali die gleiche Structur sichtbar[3]).

Mechanischer Druck, Quetschung wirkt auf Membranen oder Membranschichten, welche bereits bis zu einem gewissen Grade der Erweichung von Flüssigkeit durchtränkt sind, in ähnlicher Weise, wie die fernere Aufnahme von Quellungsflüssigkeit. Die Quetschung mittelst eines elfenbeinernen Spatels lässt gekreuzte Schrägstreifung an Zellmembranen hervortreten, welche deren zuvor in keiner Weise erkennen liessen. So an dünnwandigen Gewebzellen der Runkelrübe[4]). Die Streifung wird deutlicher, die Zahl der erkennbaren Streifen grösser, die Breite der minder dichteren Streifen beträchtlicher bei den Bast- und Holzzellen sehr vieler Phanerogamen, wenn (bei den spröderen nach vorgängiger Maceration derselben in Salpetersäure und chlorsaurem Kali) das nämliche Verfahren auf sie angewendet wird.

So bei den Bastzellen von Linum usitatissimum, Urtica dioica, Tecoma radicans, bei den macerirten Holzzellen von Betula alba, Sambucus nigra, Pinus sylvestris, Salisburia adiantifo-

1) v. Mohl in Linnaea, 13, Tf. 16, f. 18, die Streifen sind als Tüpfelkanäle gedeutet.
2) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
3) Hofmeister, Entst. d. Embryo, p. 45. 4) Kützing, philos. Bot., p. 275.

lia, Taxodium distichum[1]). Dabei zeigt die Haut in allen ihren Schichten eine Zunahme der Ausdehnung in Richtung der Fläche; die inneren Schichten in stärkerem Grade als die äusseren, so dass jene sich von diesen stellenweise trennen und einen verbogenen Verlauf annehmen. Die Zunahme der Flächenausdehnung giebt auch dadurch sich zu erkennen, dass getüpfelte solche Zellen nach der Quetschung eine Verengerung oder völlige Verschliessung der Tüpfel zeigen. Wird auf macerirte Querschnitte solcher Zellen (z. B. der schwarzfaserigen brasilianischen Palme, muthmaasslich Iriartea exorrhiza[2]), Quetschung geübt, so werden die äusseren und mittleren Schichten in successiv nach Innen vordringenden radialen Rissen gesprengt, und die abgelösten Stücke der äusseren Schichten strecken sich gerade, ähnlich wie bei in Schwefelsäure quellenden Querschnitten von Chinarinden. Zugleich wird auf den Schichten eine radiale Streifung, ein Wechsel dichterer und minder dichter Stellen sichtbar, wie auf quellenden Querschnitten von Holzzellen der Fichte[3]).

Die Erscheinung, dass mit der Austrocknung der Zellhaut die Streifung der Fläche derselben undeutlich wird oder verschwindet, ist eine ganz allgemeine. Die ausgebreitete, getrocknete Zellmembran von Nitella flexilis lässt selbst bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel keine Spur der Gitterzeichnung erkennen, die an der Membran lebender Zellen so deutlich ist. Die scharf gezeichnete Gitterung der Zellhäute von Cladophora fracta verschwindet fast vollständig beim Austrocknen. Die minder dichten Streifen der blasigen Anschwellungen der Bastzellen von Vinca minor werden schmäler und schwieriger zu erkennen bei Behandlung mit absolutem Alkohol, noch schmäler und undeutlicher bei Austrocknung. Wiederbefeuchtung stellt die Deutlichkeit des Bildes nicht wieder her, welches die der lebenden Pflanze frisch entnommenen Bastzellen geben. Eines der schlagendsten Beispiele nach dieser Richtung liefern die Bastzellen des Flachses.

Die an den frischen Zellen sehr deutliche schraubenlinige Streifung (S. 203) ist verschwunden. Bastzellen aus alter Leinwand zeigen hier und da eine Gliederung durch Querlinien (Ringstreifen), welche auf dem Vorhandensein wirklicher Risse beruht. Sie sind an trockenen Bastzellen unter Oel noch deutlicher sichtbar als in Wasser, sind also nicht der Ausdruck verschiedenen Wassergehalts differenter Stellen der Membran »und sind wohl nichts anderes als weiche Ringstreifenlamellen, welche sich in wirkliche Spalten verwandelt haben, sei es in Folge der Austrocknung oder einer anderen mechanischen Ursache.« Die Strecken der Bastzellen zwischen den Rissen zeigen auch nach vollständiger Durchfeuchtung nur Andeutungen von Streifung. Erst nach Aufquellen in Schwefelsäure wird schraubenlinige Streifung und schräge Ringstreifung sichtbar; letztere ist in der Nachbarschaft von Ringrissen diesen meist parallel[4]).

Die Streifung vegetabilischer Zellhäute wurde zuerst durch H. v. Mohl in den Erweiterungen der Bastzellen von Vinca minor erkannt; »ihre Membran ist mit spiralförmigen steil ansteigenden Linien besetzt, und zwar so, dass ein Theil der Linien rechts, ein anderer links gewunden und dadurch die Membran in kleine, rhombenförmige Felder getheilt ist«[5]). Meyen benutzte diese Beobachtung als eine der Stützen der von ihm aufgestellten, wesentlich auf der Untersuchung von Spiralfaserzellen mit sehr schmalen und dicht gedrängten Verdickungsstellen der Wand beruhenden Ansicht: »es sei die Zellmembran aus spiralförmig sich windenden Fasern zusammengesetzt«[6]). Dieser Auffassung Meyen's entgegen hielt v. Mohl sofort den vollkommen schlagenden Einwand, dass die Membran aller solcher Zellen nie in Form von isolirten spiralförmig gewundenen Fasern angetroffen werde, dass vielmehr die Fasern und Streifen

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 773. 2) Vergl. Seemann, Palmen, p. 153.
3) Hofmeister, Berichte Sachs. Ges. d. W. 1858, 35; Tf. 1, f. 17.
4) Nägeli, Sitzungsber. bayer. Akad. 1864, 9. Juli.
5) v. Mohl, Erläut. u. Vertheid. m. Ansicht etc. Tübingen 1836, p. 23.
6) Meyen, Syst. d. Pflanzenphys. 1, p. 45, 112.

stets nur abweichend beschaffene Stellen einer continuirlichen Membran seien[1]). Diesem ungeachtet machte der Entdecker der Streifung der Zellhäute grosszelliger Algen, J. G. Agardh, aufs Neue den Versuch, die Zellmembran als aus »Primitivfasern« verwachsen zu erklären[2]). Darauf legte v. Mohl dar[3]), dass die Streifung dieser Zellhäute nur auf dem Vorkommen von nicht homogenen Stellen in bestimmter Anordnung beruhen könne; eine Anschauung, die er auch auf die gestreiften Bastzellen ausdehnte. Er zeigte zugleich, dass bei mechanischer Zerlegung einer geschichteten Membran in einzelne Lamellen diese sehr leicht in Richtung der Streifen sich falten und dann oft täuschend das Aussehen darbieten, als seien sie in eine Anzahl von Fasern zerrissen, während vorsichtige Ausbreitung der gefalteten Membran ihre vollständige Continuität darthue. Diese Warnung hat nicht gehindert, dass ein Forscher aus dieser scheinbaren Zerfaserung den Aufbau der Zellhäute aus Primitivfasern nochmals zu folgern versuchte[4]). Er suchte seine Ansicht mindestens für die centripetal verdickten Stellen die Zellhaut sogar aus der Entwickelungsgeschichte zu erweisen[5]), ein Nachweis, der zugleich den Beleg für das Dickenwachsthum der Zellhaut durch Apposition geliefert haben würde. — Es ist weder mir, noch anderen Beobachtern trotz vieler darauf verwendeten Arbeit gelungen, die einschlagenden Beobachtungen Crüger's zu wiederholen, und ich bezweifle nicht, dass er in Täuschungen verfiel. — Ihre weitere Ausbildung empfing die Kenntniss dieser Verhältnisse durch die wiederholt citirten Arbeiten Nägeli's.

Die Differenzirung der zuvor homogen erschienenen Membran zu Areolen oder Streifen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts ist ein Vorgang, welcher ihrer Differenzirung zu in ähnlicher Weise verschiedenen Lamellen offenbar gleichartig ist. In dieser Analogie nicht minder, als in den S. 192 ff. erörterten Entwickelungsverhältnissen des geschichteten Baues von Zellhäuten ist ein nicht zu übersteigendes Hinderniss der Anschauung begründet, welche in der lamellösen Structur centripetal in die Dicke gewachsener pflanzlicher Membranen den Ausdruck successiver Anlagerung vom Zelleninhalte ausgeschiedener neuer Membranschichten auf die jeweilige Innenfläche der bereits vorhandenen Schichten der Haut erblickt. v. Mohl[6]), der Urheber dieser Anschauung, gelangte zu derselben auf relativ vollberechtigtem Wege durch Betrachtung der fertigen Zustände und durch die Erwägung der Thatsache, dass in sehr vielen Fällen der Raum von Zellen, die ihre Wände verdicken, sehr beträchtlich verengt wird. Seine Darstellung und die auf sie begründete Bezeichnung der äussersten Lamelle geschichteter Zellhäute als der primären Membran, der inneren Lamellen als der secundären, beziehendlich tertiären Membranen, der inneren Lamellensysteme als Verdickungsschichten fand sehr allgemeine Annahme; zum Theil in schroffster Form[7]). Dem entgegen wurde zuerst von Nägeli gezeigt, dass keine Thatsache nöthige, ein Dickenwachsthum der Zellmembranen durch Apposition anzunehmen, dass vielmehr alle bekannten Erscheinungen mit der Unterstellung vereinbar seien: auch das centripetale Dickenwachsthum vegetabilischer Zellhäute erfolge nur durch Intussusception[8]). Im Anschluss an seine S. 190 und 192 reproducirten Gründe, und die ihnen dort angefügten, auf die Entwickelungsgeschichte sich beziehenden Thatsachen sei hier nochmals darauf hingewiesen, dass ein centripetales Dickenwachsthum von Membranen, die mit Zelleninhalt nicht unmittelbar in Berührung stehen, unzweifelhaft beobachtet werden kann (vgl. S. 182).

Es besteht eine deutlich hervortretende Uebereinstimmung zwischen der Anordnung der Areolen verschiedenen Wassergehalts der Zellhaut zu Streifen grösster und geringster Dichtigkeit, und der örtlichen Verdickung der Zellmembran. Die dichteren Stellen der Zellhaut wachsen stärker in die Dicke, als die minder dichten. Solche Theile der Zellhautfläche, in denen die wasserhaltigeren Areolen relativ klein, die minder wasserhaltigen besonders dicht gedrängt sind, nehmen rascher in der Richtung senkrecht zur Membranfläche an Masse zu, als diejenigen Stellen der Haut, in denen die wasserhaltigen Areolen an Grösse die dichte-

1) Ueber den Bau d. vegetab. Zellmembran, Tübingen 1837; — Verm. Schr., p. 334, 32.
2) J. G. Agardh, de cellula vegetabili fibrillis tenuissimis contexta, Lund 1852.
3) Bot. Zeit. 1853, p. 753. 4) Crüger in Bot. Zeit. 1854, p. 57. 5) Bot. Zeit. 1855, p. 601.
6) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 323; Wagner's Handwörterb. 4, p. 176.
7) vgl. z. B. Schacht, Beitr. z. Anatomie, Berlin 1854, p. 236.
8) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 28.

ren weit übertreffen. Die Richtungen band- oder streifenförmiger partieller Verdickungen der Zellhaut fallen zusammen mit denjenigen der hervortretendsten Streifungen derselben.

Beispiele: der Parallelismus der Streifnng der dickeren Wandstellen der Treppengefässe von Farrnkräutern mit der Umgränzung der spaltenförmigen Tüpfel derselben; der gleiche Parallelismus bei breiteren Spiralfasern; die Uebereinstimmung der Richtung der Streifung der Wand von Holzzellen mit derjenigen der spaltenförmigen Tüpfel. — Das raschere Dickenwachsthum der stärker lichtbrechenden Areolen oder Streifen einer Zellhaut zeigt sich in den Spiralfaserzellen der Wurzelrinde von Dendrobium nobile, der Haare von Opuntia senilis, den getüpfelten Zellen der secundären Rinde der Wurzelknollen von Phlomis tuberosa. Die Spiralfasern jener erscheinen als dichtere Streifen der jungen Zellhaut, wenn diese auf dem optischen Durchschnitte noch nicht die geringsten Protuberanzen der Innenfläche erkennen lässt. Die Orte, an welchen die weiten Tüpfel dieser sich bilden werden, stellen sich als schwach lichtbrechende Stellen der Zellhaut dar, noch bevor auf (mittelst des Messers erlangten) Durchschnitten ein Unterschied der Dicke der stärker und schwächer lichtbrechenden Stellen erkannt werden kann. — Die Erscheinung, dass fertige Spiral- und Netzfasern aus dichterer, stärker lichtbrechender, schwieriger quellender Substanz bestehen, als die nicht verdickten Stellen der Membran zwischen ihnen, ist eine weit verbreitete, vielleicht allgemeine. Beispiele: Elateren von Jungermannieen, Spiralgefässe von Cucurbita Pepo, Carica Papaya, Tüpfelgefässe von Intartea exorrhiza.

Die Richtung der hervortretendsten Streifung ist in dickwandigen Zellen nicht die gleiche in allen Schichten der Membran. Sie ist häufig in den peripherischen Lamellen steiler ansteigend, als in den inneren (S. 203); bisweilen in diese der in jenen vorhandenen entgegengesetzt. Offenbar hängt die Aenderung der Verdickungsform der Zellhaut während des fortschreitenden Dickenwachsthums in vielen Fällen von diesem Verhältnisse ab: so die Aenderung des Querschnitts des Tüpfelkanals von einem Kreise zu einer mässig steil ansteigenden Schrägspalte (S. 168), die Kreuzung der schrägspaltenförmigen Erweiterungen desselben Tüpfelkanals, welche in verschiedener Tiefe der Wanddicke liegen, wie sie in den Bastzellen von Caryota urens, den Gefässzellen von Cassytha filiformis vorkommt; so die Gegenläufigkeit der Spiralfaser in den Holzzellen von Taxus baccata, Viburnum Lantana, Cytisus Laburnum u. s. w. gegen die Richtung der spaltenförmigen Einmündungen der behöften Tüpfel in den Zellraum (S. 172). Die Cohäsion der Zellhaut in Richtung ihrer Fläche ist am geringsten den Streifen entlang, welche vorzugsweise aus Areolen geringster Dichtigkeit bestehen. Die Membran zerreisst am leichtesten in der Richtung der stärkst hervortretenden Streifung. Sind zwei sich kreuzende Streifensysteme vorhanden, so ist sie in Richtung der schärfst ausgeprägten Streifung am leichtesten, in der mit dieser sich kreuzenden Richtung nächst leicht zerreisslich[1]). — Viele Membranen, welche mit den zur Zeit zu Gebote stehenden Hülfsmitteln eine Differenzirung der Dichtigkeit in Richtung der Fläche nicht erkennen lassen, zeigen eben so entschieden, wie gestreifte, das Vorhandensein zweier bestimmter Richtungen geringster Cohäsion: ein Verhältniss, aus welchem auch für sie die analoge Differenzirung erschlossen werden muss. So z. B. die Embryosäcke vieler Phanerogamen, die Haare von Mesembryanthemum crystallinum.

Schichtung und Streifung pflanzlicher Zellmembranen von in sich gleichartiger chemischer Zusammensetzung beruhen nach allen Diesem auf verschiedenen Graden der Dichtigkeit, des Wassergehalts verschiedener Stellen der Membran. So sind

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 775.

in den völlig ausgebildeten Häuten von Zellen der mannichfaltigsten Art deutlich nachweisbar. Wo sie nicht erkannt werden können, da trägt mit höchster Wahrscheinlichkeit nur die Unvollkommenheit unserer Mikroskope die Schuld. Es liegt kein Grund vor, zu vermuthen, dass der feinere Bau, dessen Ausdruck Schichtung und Streifung sind, irgend einer pflanzlichen Zellhaut mangele. Sei dieses Verhältniss in den eigenen Worten des Forschers nochmals ausgedrückt, der vor Allen es bestimmt erfasst und klar ausgesprochen hat. »Die Zellmembran besteht gleichsam aus drei sich kreuzenden Schichtungen, ähnlich den Blätterdurchgängen der dreifach blätterigen Krystalle. Von denselben überwiegt eine die beiden anderen in der Regel so sehr, dass diese neben ihr beinahe verschwinden; jene wird als Schichtung schlechthin, diese als Streifungen bezeichnet. Während aber bei den Krystallen die Blätterdurchgänge blos die schichtenförmige Anordnung der kleinsten Theilchen anzeigen, so sind die Schichtung und die Streifungen der Membranen nicht nur der Ausdruck für die Anordnung der Substanztheilchen, sondern auch für eine ungleiche Wassereinlagerung, indem immer dichte und weiche Zonen mit einander alterniren[1].«

§ 29.

Imbibition von Flüssigkeiten durch die Zellhaut.

a. Quellung und Schrumpfung bei Wasseraufnahme oder -Abgabe.

Der Wassergehalt pflanzlicher Membranen ist innerhalb bestimmter Gränzen veränderlich. Diese Gränzen sind andere, sowohl für Membranen verschiedener Art, als auch für dieselbe Membran auf verschiedenen Stufen der Entwickelung. Auch zwischen einzelnen Theilen einer und derselben Membran bestehen häufig beträchtliche Differenzen des möglichen Wassergehaltes, des unter gegebenen Umständen erreichbaren Maximum der Wasseraufnahme. Es ist ein allgemeines Vorkommen, dass bei lebenden wie todten Zellhäuten in ihren mindest dichten Theilen Einlagerung und Verlust von Wasser bei reichlicher Wasserzufuhr oder bei Wasserentziehung nicht allein schneller, innerhalb gleicher Zeitabschnitte in relativ grösseren Mengen vor sich gehen als in den dichteren, sondern dass auch die minder dichten Theile absolut grössere Mengen von Wasser aufnehmen und abgeben. Dies gilt von den minder dichten Schichten, wie von den minder dichten Areolen (in Richtung der Membranflächen differenzirten Stellen) derselben Zellhaut. Mit der Wasseraufnahme ist Zunahme des Volumens, mit der Wasserentziehung Abnahme desselben verbunden. Viele der Zellmembranen, welche Schichtung und Streifung, oder eine dieser beiden Differenzirungen zu Stellen verschiedenen Wassergehalts erkennen lassen, zeigen in deutlichster Weise eine Zunahme der Durchmesser, unter Umständen auch eine Zunahme der Zahl der wasserhaltigeren Schichten oder Streifen nach den Richtungen, in welchen die Volumenzunahme beim Aufquellen mit Wasser erfolgt[2]: ein wesentlicher Unterschied der Volumenzunahme der Membranen durch Quellung von derjenigen beim Wachsen; indem bei letzterer die Dichtigkeit der Membran im Ganzen sich nicht vermindert, die Mächtigkeit dichterer Schichten oder Streifen zunimmt. Von den Richtungen der Volumenzunahme aufquellender Membranen ist gemeinhin eine

1) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1862, 8. März.
2) Vergleiche die Darlegungen von Aufquellungsvorgängen S. 205 ff.

Google

bevorzugt, oft bis zur Ausschliesslichkeit. Diese bevorzugte Richtung ist häufig in verschiedenen Theilen einer und derselben Membran eine verschiedene, namentlich innerhalb verschiedener Schichten der nämlichen Membran. Insbesondere ist es ein verbreitetes Verhältniss, dass die starker Quellung fähigen peripherischen Lamellen einer geschichteten Membran relativ geringer in tangentaler Richtung aufquellen und einschrumpfen, als die inneren.

Die Kraft der Anziehung, welche zwischen der trockenen und auch der wenig wasserhaltenden Membransubstanz pflanzlicher Zellen und Wasser besteht, ist eine sehr beträchtliche (vergl. § 32). Sie nimmt mit dem Wachsen der Menge von Imbibitionswasser in den Membranen rasch ab bis zur Erreichung des Sättigungspunktes. Ein zarter Querdurchschnitt eines lufttrockenen Stängels von Polytrichum formosum nimmt z. B. aus einer ziemlich concentrirten Lösung von Glycerin Wasser auf. Er dehnt sich darin aus. Die nämliche Glycerinlösung entzieht den Membranen aus dem Durchschnitte des lebendigen, durchfeuchteten Stängels desselben Mooses Wasser. Ein solcher Schnitt schrumpft, auch wenn seine Dicke geringer ist, als der mittlere Durchmesser einer Zelle senkrecht zur Schnittfläche; wenn sämmtliche Zellhöhlen also durch den Schnitt geöffnet sind. Genauere experimentelle Daten über das Maass der Abnahme fehlen zur Zeit noch. So bedeutend diese Anziehung der beiden Substanzen ist; so wird sie doch durch die Verdunstung des Wassers überboten. Austrocknung vermag den Zellhäuten das Imbibitionswasser vollständig zu entziehen. Der Zusatz zu Wasser von in ihm löslichen Stoffen, welche geringe Affinität zur Substanz der Zellhaut haben, vermindert die Quellungsfähigkeit der Membran. So Zucker, Gummi, viele der neutralen Kali–, Natron– und Kalksalze, Alkohol. Bei entsprechender Concentration vermögen solche Körper die wasserhaltige Zellhaut durch Wasserentziehung zur Volumenverminderung zu bringen. Umgekehrt wirken Stoffe, welche mit der Zellhaut sich leicht verbinden, Quellung fördernd, wenn sie mit Wasser gleichzeitig, als Lösung von bestimmtem Gehalte an die Zellhaut treten: so kaustische Alkalien, stärkere Säuren, gewisse Metallsalze. Diese gesteigerten Quellungen erfolgen ebenso in bevorzugten Richtungen, wie die mit reinem Wasser. Das Maass der Concentration der wasserentziehenden Flüssigkeit ist auf die Wirkung derselben von entscheidendem Einfluss. Eine gesättigte Lösung von Kalilauge z. B. wirkt nicht quellungserregend auf die Membranen der Pollenmutterzellen von Iris pumila; nach Zusatz von mehrerem Wasser aber quellen sie zu Gallerte auf. Viele Zellmembranen, die bei voller Ausbildung stark aufquellen, sind in jugendlichen Zuständen nicht einer so beträchtlichen Wasseraufnahme fähig, als weiterhin.

So die Membranen junger Sporenmutterzellen von Jungermannieen, wie Pellia epiphylla, Jungermannia bicuspidata, Frullania dilatata, die mit Wasser nur wenig aufquellen, so lange sie dünnwandig sind; nach Verdickung ihrer Wände und kurz vor der Vereinzelung von einander aber selbst in ihren äussersten Schichten bei Wasserzusatz rasch zu formloser, dünnflüssiger Gallerte anschwellen[1]. So die quellungsfähigen Zellen der Epidermis der Samen von Collomia, der Theilfrüchte von Salvia Horminum, die im halbreifen Zustande nach Durchfeuchtung nur zu etwa einem Drittel derjenigen Länge aus den nicht quellenden äusseren Schichten der Zellhaut hervortreten, welche an reifen Samen und Früchten die aufquellenden Gallertschläuche erreichen. So endlich die Membran der Specialmutterzelle der Equisetensporen. Unmittelbar nach der Vereinzelung, vor der Sporenbildung sind sie im Wasser keiner merklichen

1) Hofmeister, vergl. Unters., p. 19.

Quellung fähig; später quellen sie sehr stark, in der ganzen Masse, zunächst nach allen Richtungen gleichförmig. Die quellenden Schichten sind in den genannten Fällen in der Jugend sichtlich weicher, wasserreicher, enthalten in derselben Masse weniger feste Substanz als im Zustande grösster Quellungsfähigkeit. Die in gleichem Raume mehr feste Masse enthaltende ältere Membran lagert grössere Mengen Wasser ein, als die minder dichte jüngere Zellwand. Ein wesentlich anderes Verhältniss besteht für die Zellmembranen einiger Gewebe, die mit dem Steigen des Quellungsvermögens aus dem Verbande mit den fortlebenden Theilen der Pflanze ausscheiden, alle Bedeutung für die normalen Verrichtungen derselben verlierend. Die Masse fester Substanz innerhalb gleichen Volumens nimmt hier bei dem Wachsen der Imbibitionsfähigkeit nicht zu. Die hohe Steigerung dieser Fähigkeit tritt plötzlich ein, und schreitet rasch zur völligen Zerstörung der Organisation der Membran vor (wie sich aus der Vernichtung der Anisotropie solcher Zellhäute noch vor Zuführung reichlicher Wassermassen ergiebt; vergl. in § 38 das über das Verhalten der in Traganth- oder Kirschgummi übergehenden Zellmembranen zum polarisirten Lichte gesagte. Besonders deutlich sind diese Verhältnisse an den Membranen derjenigen Mark- und Markstrahlenzellen vieler Arten von Astragalus aus der Untergattung der Tragacanthae, welche sich durch Quellung in Traganthgummi umwandeln. Durchschnitte junger, weniger als einjähriger Stängelglieder des Astr. creticus z. B. zeigen die amylumhaltigen Markzellen von ganz gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Membranen sind mässig verdickt, in reinem Wasser nicht quellend. An wenig älteren Theilen des Stammes tritt die Quellungsfähigkeit der Membransubstanz ein, zunächst an einzelnen Stellen im Inneren des Markes, von denen aus die Aenderung um sich greift. Die Zellwände werden dicker, lassen deutlich einen lamellösen Bau erkennen, und schwellen bei Wasserzusatz nach allen Richtungen hin beträchtlich auf. Eine peripherische Schicht von Markzellen, eine oder mehrere der Innenfläche des Holzes angränzende Zellenlagen, bleiben an dieser Veränderung unbetheiligt, die dafür weiterhin auch die Markstrahlen ergreift. — In der lebenden Pflanze ist den quellungsfähig werdenden Membranen unter gewöhnlichen Umständen nur wenig Wasser dargeboten; ihre Volumenzunahme bleibt gering. Während der Regenzeiten der heimischen Standorte aber dringt Feuchtigkeit ins Innere der Stämmchen; der Traganthgummi schwillt, sprengt Holz- und Rindencylinder, und tritt aus Rissen des letzteren in Masse aus[1]). Eine ähnliche Zunahme der Quellungsfähigkeit erfolgt bei dem Herannahen der Reife in den Zellmembranen der inneren Gewebschichten der Fruchtwände der Marsileaceen, im grossen Umfange bei Arten von Marsilea; in kleineren Gewebsmassen bei den Pilularien. Der wurmförmige Gallertkörper, der aus Früchten hervortritt, in welche Wasser eindringt, besteht nicht aus dem Inhalte von Zellen, die mit Wasser zu einer structurlosen Gallerte aufquillt und die Zellen, in denen er liegt, aufbläht[2]); sondern aus den Zellmembranen selbst. Die Untersuchung von Durchschnitten reifer Früchte der Marsilea Drummondii in Alkohol, dem man Wasser zusetzt, zeigt dies sofort. Noch plötzlicher ist die Steigerung der Fähigkeit zur Wasseraufnahme in Zellenwänden solcher Gewebemassen der Stämme von Amygdaleen (Prunus avium, Amygdalus Persica z. B.), welche zu sogenanntem Kirschgummi sich umbilden. In Zellenwänden jüngerer Theile des Holzes, vorwiegend in jungem Holzparenchym, tritt eine Steigerung der Quellung ein, in Folge deren sie zu formloser Gallerte sich umwandeln. Zunächst auf kleinen Räumen, von denen aus die Umbildung der Zellwände zu Gummi rasch um sich greift; auch auf die von Holz- und Gefässzellen sich erstreckend. Die Markstrahlenzellen leisten etwas länger Widerstand, werden endlich aber auch in die Desorganisation hineingezogen. Innerhalb der amorphen Gallerte, welche Hohlräume des Holzes ausfüllt, findet man sehr häufig vereinzelte von der Umgebung gelöste Zellen, anscheinend von ungeänderter Structur, die Tüpfelkanäle noch deutlich zeigend, die Membran nicht aufgequollen (nur in ihrem Verhalten gegen polarisirtes Licht gründlich modificirt, vgl. § 38: ein deutliches Beispiel, wie plötzlich und unvermittelt der Uebergang von Membransubstanz zu Kirschgummi erfolgt). — Auch in der secundären Rinde, und zwar ebenfalls in dem zwischen den Markstrahlen derselben gelegenen Gewebe,

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1857, p. 33. 2) Wie Hanstein angiebt; Pringsh. Jahrh. 4, p. 49.

bilden sich Zellwände zu Gummi um; doch ist dieser Fall der seltenere. Die Berührung des Gummi, welches mehr und mehr anschwellend aus dem Innern des Stammes hervorbrechend die Rinde sprengt, wirkt sichtlich auf die Gewebelemente derselben desorganisirend, sie in Gummi umwandelnd[1]).

Eine Aenderung der chemischen Zusammensetzung, insoweit sie sich auf den Procentgehalt der drei die Membran constituirenden Stoffe C, H und O bezieht, ist in keinem dieser Fälle der Steigerung des Quellungsvermögens nachgewiesen[2]).

Auch das umgekehrte Verhältniss findet sich in der Natur. Viele Zellhäute, die auf einer bestimmten Entwickelungsstufe ein hoch gesteigertes Imbibitionsvermögen für Wasser besitzen, verlieren die Fähigkeit zu starkem Aufquellen mit weiter vorrückendem Alter. So quellen die Equisetenspecialmutterzellen auf einer späteren Stufe der Ausbildung nur noch in tangentaler Richtung auf, beträchtlich sich erweiternd, aber kaum verdickend[3]). Bei noch weiterer Entwickelung erlischt die Quellungsfähigkeit gänzlich in der inneren Schicht, und erhält sich nur in der äusseren. Die Häute der Sporenmutterzellen von Jungermannieen verlieren bei Herannahen der Sporenbildung nach der Vereinzelung, das zuvor excessive Aufquellungsvermögen: besonders deutlich bei Pellia epiphylla im Spätherbst[4]). Die in radialer Richtung sehr beträchtliche Quellung der Membranen der jungen Specialmutterzellen von Anthoceros laevis und punctatus verschwindet nach Anlegung der Sporenhaut.

Quellen bestimmte Schichten oder Streifen von Zellhäuten stärker auf, als andere, so werden dadurch die quellenden Membranen in Spannung versetzt: die mehr Wasser einlagernden, ihr Volumen stärker vergrössernden Theile der Membran sind in ihrem Streben zur Raumzunahme durch die Adhäsion der minder quellenden Theile gehindert; jene gerathen in active, diese in passive Spannung. Die dabei eintretenden Verhältnisse sind aus zwei Gründen in vielen Fällen sehr verwickelte. Viele Membranen lagern in bestimmten Schichten Wassertheilchen zwischen die feste Substanz vorzugsweise in Richtung parallel der Fläche, in anderen Schichten vorzugsweise in zur Fläche senkrechter Richtung ein. In einer der unendlich vielen der Fläche parallelen Richtungen erfolgt das Aufquellen häufig mit vorwiegender Intensität. Aus dem Verhältniss der verschiedenen Quellungsrichtungen zu einander resultirt eine bevorzugte Zunahme der Ausdehnung der Membran entweder in, auf den Zellen-

1) Wigand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 118; Trécul in Comptes rendus 1860, p. 621. — Trécul meint, nur im Holzgewebe entstehe Gummi; — dies ist ein Irrthum, der aber entschuldigt werden mag, denn die Bildung des Gummi in der Rinde ist entschieden der seltenere Fall. Er kam mir bei meinen Untersuchungen nur äusserst spärlich vor. Das spröde Gewebe des Holzes wird offenbar viel leichter in Gummi verwandelt, als das biegsame der Rinde. — Wigand's Angaben über den Bau der Rinde bedürfen in zwei wenig wesentlichen Punkten der Berichtigung. Der wellenförmige Verlauf der Rindenmarkstrahlen auf dem Querschnitte, sowie die zusammengedrückten, unregelmässigen Formen der Querschnitte der Zellenhöhlen des Wigand'schen »Hornbasts« sind Artefacte, durch den Druck des Messers auf das biegsame Gewebe bewirkt. Macht man mit sehr scharfem Messer Durchschnitte aus in Alkohol erhärteter Rinde, so zeigt sie den gemeinen Bau der secundären Rinden der Laubhölzer: genau radial verlaufende Markstrahlen, und zwischen je zweien die Ordnung des aus langgestreckten Zellen des Cambium hervorgegangenen Gewebes in wenig regelmässige Querbinden aus dick- und dünnwandigen Elementen, welche Erstere stets rundlichen Querschnitt der Zellhöhlung zeigen.

2) Vergl. Rochleder Phytochemie, p. 349, 354 und 355. »Schleim von Linum, Salvia, Cydonia etc. = $C_{12}H_{10}O_{10}$ Cellulose = $C_{12}H_{10}O_{10}$.«

3) Sanio in Bot. Zeit. 1857, p. 181. 4) Hofmeister, vergl. Unters., p. 19.

mittelpunkt bezogen, radialer oder tangentaler, und wenn in tangentaler in allseitig gleichmässiger oder nach einer Richtung hin überwiegender Richtung. Dazu kommt zweitens noch, dass häufig innere Schichten von Zellmembranen stark in radialer Richtung aufquellen, wenig in tangentaler. Der flüssige Inhalt geschlossener Zellen wird dadurch unter Druck versetzt, der als hydrostatischer allseitig gleichmässig wirkend die Zellhaut im Ganzen in den ihren Flächen parallelen Richtungen ausdehnt. Wird dieser Druck durch Sprengung der Zellmembran aufgehoben, so dehnt sich die innere Membranschicht in radialer Richtung frei aus, während die Membran, elastisch sich zusammenziehend, ihre Fläche verkleinert.

Beträchtliche Quellung mit Wasser der äussersten Membranschichten frei lebender Zellen erfolgt in den meisten Fällen so gut als ausschliesslich in radialer, zur Fläche der Zellhaut senkrechter Richtung, und übt deshalb keinen Einfluss auf die Spannung der inneren Schichten der Zellhaut[1]). Die Erscheinung ist häufig unter einfacher gehauten Algen. Auf seinem Eintreten beruht das Vorkommen der weichen Gallerthülle von Spirogyra nitida und Heerii, von Hyalotheca dessiliens und mucosa, von Didymoprium Grevillii[2]). Die Zellfäden sind allseitig von der, zu scharf begränzter, mit Wasser nicht mischbarer Gallerte aufgequollenen äussersten Schicht der freien Aussenfläche der Membran umgeben. Wird ein Faden zerrissen, und dadurch ein Paar freier Endflächen von Zellen neu hergestellt, so quillt augenblicklich die äusserste Lamelle jeder dieser Endflächen zu Gallerte auf, die allgemeine Hülle ergänzend. Das Verhalten der Gallerthülle als Theil der Zellhaut ist vor Allem deutlich bei der Copulation von Didymoprium Grevillii[3]). Auch die annähernd sphäroïdale Gallerthülle, welche die einzelnen Zellen der Spirotaenien, des Didymocladon furcigerus, des Staurastrum tumidum in der Regel, andere einzellige Staurastren nicht selten umhüllt, besteht aus der aufgequollenen äusseren Schicht der Membran. Beobachtet man die Zelltheilung von Didymocladon unter dem Mikroskope, so kann man das Auftreten der Gallertschicht von dem Moment des Hervortretens der neuen dickeren Dornen an den neu eingeschobenen Zellhälften an verfolgen. Die gleiche Entstehung hat die nach aussen scharf umgränzte Gallertmasse, innerhalb deren die dendritisch verzweigten Zellenfäden der Chaetophoren verlaufen. An jungen, aus Schwärmsporen gekeimten Individuen der Chaetophora pisiformis constatirt man leicht, dass die Gallerthülle zunächst nur die einzelnen Fadenäste umscheidet, und erst nach weiterer Zunahme ihrer Dicke zur Kugel sich rundet. Ferner die Gallertmasse, welcher die Zellen vor Hydrurus eingebettet liegen: es genügt, das Gewebe eines wachsenden Achsenendes des Hydrurus penicillatus Kütz. von der einzigen Endzelle aus rückwärts zu verfolgen, um sich von dem Uebergang der äusseren Schichten der Zellmembranen in die anscheinend structurlose Gallertmasse der älteren Theile zu überzeugen. Als weitere Beispiele sei die sogenannte Intercellularsubstanz des Filzgeflechtes der Gallertflechten wie Collema, Leptogium genannt: gequollene äussere Schichten der Haut der fädlichen Zellen, deutlich als solche zu erkennen, wo das sogenannte Rinden- in das Markgewebe übergeht; — ferner die Gallerte, zu der die äusseren Membranschichten der Haarzellen in den Conceptaculis und den Schleimbeuteln der Fucaceen aufquellen; — der Spermatien einschliessende Schleim, welcher aus den Spermogonien von Flechten und Pilzen entleert wird u. s. f. — Ein gesteigertes Aufquellen mit Wasser in tangentalen Richtungen wird nur bei den äussersten Schichten solcher Membranen angetroffen, welche durch intensives centrifugales Dickenwachsthum eine sehr bedeutende Mächtigkeit gewonnen haben. Dünne Durchschnitte der Exosporien von Salvinia natans, Pilularia globulifera, Selaginella hortorum Mett. steigern sehr beträchtlich die concave Krümmung der Innenflächen, wenn sie in Wasser liegen. Die Exinen mancher Pollenkörner zeigen ähnliches Verhalten, z. B. die von Cucurbita Pepo. Und auch die Cuticula mancher Haargebilde quillt in reinem Wasser in ihren äusseren Schichten stark auf. Lässt man Haare der Staubfäden von Tradescantia virginica oder

1) Ueber scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, siehe S. 220.

2) Vergl. Ralfs, Brit. Desmid. Tf. 1, 2. 3) Ralfs a. a. O. Tf. 2, f. *e—k*.

Cyanotis zebrina Nees. ½—1 Stunde in Wasser liegen, so hebt sich nicht selten von einzelnen Zellen, insbesondere von den Einfugestellen von Querscheidewänden, die Cuticula stückweis blasig ab[1]). Wird eine aufgeblähete Stelle durchrissen, so steigt die Concavität der gekrümmten Innenfläche: ein Beweis, dass nicht die Dehnung einer Mittelschicht das Abheben bewirkt. Aehnlich verhält sich die Cuticula vieler Narbenpapillen[2]). Weit öfters als die äusserste, ist es eine mittlere Schicht einer Zellhaut, welche mit Wasser erheblich stärker aufquillt, als die beiderseits sie begränzenden. In sehr einfacher Weise tritt dieser Vorgang an den bis zum Verschwinden der Zellhöhlung verdickten freien Aussenwänden der Epidermis der Samenschale von Linum usitatissimum auf, indem die unter der Cuticula liegende dicke Schicht dieser Membranen bei Wasserzutritt fast ausschliesslich in radialer Richtung zu homogen erscheinender Gallerte aufschwillt, welche durch (mikroskopisch nicht wahrnehmbare, äusserst kleine) Poren der Cuticula tropfenweis austritt[3]). Die Epidermiszellwände der Samen des Sisymbrium Irio zeigen bei übrigens gleichen Verhaltnissen ein stärkeres Aufquellen der Mittelgegend der freien Aussenwand jeder Zelle, welchem Aufquellen der Zusammenhang der Cuticula widersteht, so dass die Cuticula jede Zelle in Form einer Papille nach aussen gestulpt wird[4]). Bei Lepidium sativum findet, bei einer Wandverdickung der Epidermiszellen der Samen welche die Zellhöhlung nur beträchtlich verengt, nicht ausfüllt, bei Wasserzusatz ein zur Membranflaeche senkrechtes Aufschwellen der freien Aussenwand, und ein der Wandfläche und der Zellenachse paralleles Aufschwellen der Seitenwandungen, im unteren Theile derselben auch ein in Bezug auf die Zellhöhle radiales Quellen derselben statt, so dass die Zellhöhle verlängert, und zugleich an der Basis eingeschnürt, hutpilzförmig wird[5]). Auch hier wird die Cuticula durch das Aufquellen der unter ihr liegenden Schicht nur gedehnt, nicht gesprengt. Sehr deutlich setzt sich von der zu Gallerte aufquellenden Schicht eine innerste, dichtere ab. — Die Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis und punctatus lassen, von dem Zeitpunkte der Bildung der

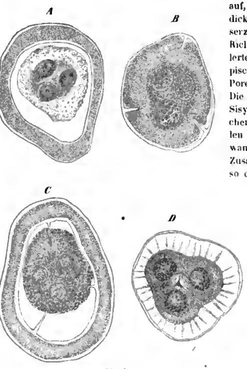


Fig. 55.

Fig. 55. Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis. *A.* Nach Bildung der Kerne der Specialmutterzellen, mit Alkohol behandelt, dem wenig Wasser zugesetzt ward. *B.* Nach Anlegung der Anfange der Specialmutterzellwände, in absolutem Alkohol. *C.* Aehnliches Object nach Wasserzusatz. *D.* Perspectivische Ansicht eines ahnlichen Entwickelungszustands, in der Inhaltsflussigkeit der Frucht untersucht, bevor das Aufquellen der Membran begann.

1) Cohn in Linnaea 23, p. 354; Tf. 2, f. 5.
2) v. Mohl in Linnaea 1847, Tf. 16, u. verm. Schr. Tf. 10, f. 34.
3) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1858, p. 21. 4) Ebds. 19. 5) Ebds. 20.

Digitized by Google

Kerne für die Specialmutterzellen an bis zur Anlegung der Wände der Sporen, bei Einbringen in Wasser eine mittlere Schicht der Wand stark aufquellen, so dass die Zellhöhle beträchtlich verengt wird. Legt man die Zellen in absoluten Alkohol, zu welchem man allmälig Wasser treten lässt, so überzeugt man sich leicht, dass die äusserste und die innerste Lamelle der Membran am Aufquellen sich kaum betheiligen, dass die minder lichtbrechende mittlere Schicht der Haut vorzugsweise aufschwillt (Fig. 54). — Ein beträchtliches Aufquellen der mittleren Schichten verdickter Zellhäute bewirkt die Abtrennnng der älteren Theile der Wurzelmütze von den Seitenflächen des bleibenden Theils der Wurzel, besonders deutlich bei den Gräsern. Schon sehr nahe am Vegetationspunkt beginnt die starke Verdickung der nach aussen gekehrten Wände derjenigen Zellen der jungen Wurzel, welche die Aussenfläche des Gewebes darstellen, das von dem, in centripetaler (nach der Ursprungsstelle der Wurzel hin) wie in centrifugaler Richtung (nach der Spitze der Wurzel hin) Dauergewebe abscheidenden, verhüllten Vegetationspunkte der Wurzel in ersterer Richtung producirt wird. Die verdickten Zellwände stellen eine mächtige, auf dem Längsdurchschnitt durch ihre glasartige Durchsichtigkeit auffallende Schicht von Form des Mantels eines Paraboloïds dar. Die mittlere Lamelle dieser dicken Membranen quillt weiterhin auf; bis zur Sprengung der äussersten Lamelle und bis zur endlichen Vertheiluug der eigenen Substanz in Wasser. So entsteht die stetig abwärts fortschreitende, aber nie den Vegetationspunkt der Wurzel selbst erreichende Aufhebung der Continuität des Gewebes zwischen Wurzelmütze und bleibendem Theile der Wurzel an der oberen Gränze beider. — In den Zellmembranen der Haare, welche in der Nachbarschaft der Archegenien entstehen (den sogenannten Paraphysea) des Mooses Diphyscium foliosum differenzirt sich geraume Zeit vor Vollendung des Längenwachsthums der Zellen eine stark aufquellende Mittellamelle der Seitenwände von der äussersten und innersten Lamelle. Die Volumenzunahme der Wasser imbibirenden Mittellamelle bläht die äusserste zunächst bauchig auf, und sprengt sie dann in der Mittelgegend, sie in zwei kappenförmige Stücke zerlegend, deren eines der oberen, das andere der unteren Querwand der Zelle anhaftet. Die gequollene Substanz vertheilt sich in der wässerigen Flüssigkeit, welche den von den Perichätialblättern umhüllten Raum erfüllt. Indem darauf das Längenwachsthum der innersten Lamelle der Seitenwände noch fortdauert, werden die beiden Kappen weit von einander entfernt[1]). Ganz ähnlich verhalten sich die Seitenwände der cylindrischen Zellen der Fadenalgen Ulothrix Braunii Kütz. und Zygogonium ericetorum[2]). — In den Membranen der grossen, kugeligen, einzelligen, den Desmidien nahestehenden Algen, welche de Bary[3]) Eremosphaera viridis genannt hat, trennt ebenfalls eine aufquellende Mittelschicht die innere Lamelle von der äusseren, und sprengt endlich die letztere, worauf die zu Gallerte gequollene Membransubstanz grösstentheils aus dem Risse austritt. Der Vorgang wiederholt sich zu mehreren Malen in der jeweiligen innersten Lamelle, so dass nicht selten Zellen der Eremosphaera gefunden werden, die von sechs in einander geschachtelten kugeligen Häuten umgeben sind. Von diesen ist nur

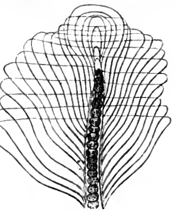


Fig. 56.

Fig. 56. Optischer Längsdurchschnitt eines wachsenden Fadenendes von Petalonema alatum Kütz.

1) W. P. Schimper recherches s. l. mousses, Strasb. 1848, Tf. 6, f. 42—46.
2) A. Braun, Verjüngung, p. 188. 3) De Bary, Conjugaten, p. 56.

die innerste intact, die äusseren sind sämmtlich durchrissen[1]). Aehnlich ist der Hergang bei dem Eintritte lamellösen Baues der Zellmembranen der Gloeocapsen, nur dass hier die dehnbare äusserste Schicht der Haut nicht gesprengt wird. Ferner bei den Arten der Gattung Urococcus, wo nach Sprengung der äusseren Lamelle der Haut durch Anschwellen der mittleren die innerste sammt dem Zelleninhalte zur Hälfte aus dem Risse hervortritt. Durch die ofte Wiederholung des Vorgangs werden cylindrische Säulen aus zerrissenen Membranlamellen aufgebaut, auf deren freien Enden die fortvegetirenden Zellen schweben[2]). — Die Bildung der Scheiden, welche die aus Zellenreihen bestehenden Fäden der Rivularieen und Sytonemeen umgeben, beruht gleichfalls zunächst auf dem Anschwellen einer mittleren Lamelle der Zellmembranen, welche das wachsende Vorderende des Fadens an dessen Scheitelwölbung umgeben. Besonders deutlich sind diese Verhältnisse bei Petalonema alatum Grev. (Arthrosiphon Grevillii Kütz.). Die quellende Mittellamelle hat die Form einer Kappe. Am Scheitel ist sie am mächtigsten, nach unten hin keilt sie sich allmälig aus. Ihr Anschwellen blähet die äusserste Lamelle schwach bauchig auf. Die Differenzirung einer solchen quellenden Schicht, die beiderseits von nicht quellenden eingeschlossen ist, wiederholt sich andauernd in der jeweiligen innersten Lamelle der Membran. Es wird ein System in einander steckender Kappen abwechselnd aus dünnen nicht gequollenen, und dickeren stark gequollenen Schichten gebildet. Das stetig sich fortsetzende Längenwachsthum des Fadenendes und der inneren Lamellen seiner Membran sprengt successiv die äusseren Schichten dieses Systems von Kappen. Die gesprengten erhalten die Form von Trichtern, deren Wände von Aussen nach Innen an Dicke abnehmen. Der äussere Theil jedes Trichters quillt nachträglich noch mehr auf; diese Zunahme der Dicke mindert die Neigung der Flächen dieses gequollenen Theils gegen die Achse des Zellenfadens. Die innerste Lamelle der Seitenwände des Fadens bleiben zunächst homogen; weiterhin wachsen sie noch in die Dicke, nehmen dabei bräunliche Färbung an und zeigen dann bisweilen zur Fadenachse concentrische Schichtung, die zu der trichterförmigen Schichtung der Wand der Scheitelwölbung nicht in Beziehung steht. Die minder dichteren Schichten der Letzteren keilen sich gegen die äusserste Lamelle der ersteren einfach aus[3]). Bei Schizosiphon, Euactis, den grössern Arten von Rivularia, bei Scytonema u. A. bestehen wesentlich ähnliche Verhältnisse, nur minder deutlich ausgeprägt. — Auf der Einlagerung beträchtlicher Wassermengen vorwiegend in Richtungen parallel der Membranfläche in einer mittleren Lamelle der Zellhaut beruht ferner das Verhalten aller der genauer untersuchten centripetal verdickten Zellhäute, die bei Quellung ihre Aussenfläche convex krümmen. Es ist bei diesen Membranen eine äusserste, dünne Lamelle an der Quellung unbetheiligt, nur passiv gedehnt. — In Wasser gelegte isolirte Stücke trockener, solcher Membran werden mit der Innenfläche eingerollt. Dahin gehören die schraubenlinig gewundenen Streifen der Specialmutterzellen der Sporen von Equiseten, welche die Elateren darstellen. Sie strecken sich beim Austrocknen gerade, und rollen sich bei Benetzung mit Wasser wieder zu Schraubenwindungen ein, indem äussere Schichten der Membran im ersteren Falle sich stärker zusammenziehen, im zweiten sich stärker ausdehnen, als die inneren. Ebenso krümmen sich Durchschnitte senkrecht auf die Fläche der Membran, Längsdurchschnitte so gut wie Querdurchschnitte der Stammzelle von Dasycladus clavaeformis in Wasser oder wässerigen Lösungen an der Aussenfläche stark convex, oft die In-

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 34. Ich hatte dort vermuthet, die Einschachtelung concentrischer Membranen in einander beruhe auf Contraction des Inhalts und Bildung neuer Membran an der Oberfläche. Seither habe ich das Auftreten der schwacher lichtbrechenden Mittellamelle in der bis dahin homogenen Membran erkannt.

2) A. Braun, Verjüngung, p. 190; abgebildet in Hassall brit. freshw. Algae, Tf. 80, f. 4, 6.

3) Derselbe, Verjüngung, p. 181; Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 283. — Beide Autoren nehmen völlige Neubildung der Membranen, welche successiv die älteren Kappen durchbrechen, an der Scheitelwölbung der axilen Reihe von Primordialzellen an. Ich finde keine Ursache, dem beizutreten. In normal beschaffenen Faden sehe ich dieses obere Ende des Fadens stets von einer dicht anliegenden, derben Membranschicht umhüllt. Wo die Extremität der Reihe primordialer Zellen frei aus der sogenannten Scheide hervorragte, konnte ich dieses Vorkommen stets mit Sicherheit auf Verstümmelungen zurück führen, welche die Fadenspitze bei der Präparation erlitten hatte.

Digitized by Google

nenfläche in mehreren Spiralwindungen einrollend. In beiden Fällen ist die alleräusserste Lamelle der Membran, die Cuticula, durch die Volumenzunahme der quellbaren Schichten zunächst unter ihr nur passiv gedehnt. Denn sie zeigt, wenn sie durch Maceration der Objecte in wässeriger Schwefelsäure angemessener Concentration isolirt dargestellt wurde, für sich allein kein merkliches Aufquellungsbestreben in Wasser noch Schrumpfung beim Trocknen. In gleicher Weise verhalten sich dünne transversale Durchschnitte der Blattepidermisaussenfläche von Agave americana. In den quellenden Schichten von Dasycladus nimmt das tangentale Ausdehnungsstreben von Aussen nach Innen Schritt vor Schritt ab. Auch isolirte Lamellen derselben rollen sich einwärts ein. — Das Ueberwiegen des Aufquellens mit Wasser der inneren Schichten in radialer Richtung über das der äusseren Schichten findet sich in vielen Pollenzellen: besonders deutlich an denen der Maranta zebrina. Wird die reife Pollenzelle in Wasser gebracht, so schwillt sie zunächst im Ganzen an, sprengt die sie umgebende Membran der Specialmutterzelle und streift diese ab. Die inneren Schichten der Zellmembran quellen sichtlich mehr und mehr, vorwiegend in radialer Richtung auf, die äussersten Schichten dehnend und den Umfang der Zelle vergrössernd. Der dadurch auf den flüssigen Inhalt geübte Druck macht endlich die Wand bersten; der Inhalt wird grossentheils ausgetrieben, der Durchmesser der geplatzten Zelle vermindert sich beträchtlich, aber das Aufquellen der inneren Schichten der Zellhaut dauert noch längere Zeit an, den Zellraum bis auf ein Viertheil des ursprünglichen Durchmessers verengend[1]). — Ein verwandter Vorgang findet sich bei den Mutter- und Specialmutterzellen von Pollenkörnern. Werden nach Anlegung der Pollentetraden von Neottia ovata und von Epipactis latifolia die Mutterzellen derselben in Wasser gebracht, so schwillt die Mutterzellmembran nach allen Richtungen auf, ihren Innenraum erweiternd und sich von der Aussenfläche der Tetrade abhebend. Stärker aber, als das Aufquellen in tangentaler Richtung, ist in den inneren Schichten der Zellhaut die Volumenzunahme in Richtung des Radius. Dies geht daraus hervor, dass die Inhaltsflüssigkeit des Mutterzellenraumes, nach der Erweiterung desselben, unter einen Druck versetzt wird, welcher endlich die Zellhaut sprengt und die Tetrade austreibt, deren Durchmesser hinter dem der entleerten Mutterzellhaut um etwa ein Fünftel zurück bleibt[2]). Auch die Membranen der Urmutter- und Mutterzellen der Sporen mancher Laubmoose (Phascum cuspidatum, Pottia cavifolia, Encalypta vulgaris) dehnen sich in Wasser so stark in tangentaler Richtung aus, dass sie vom protoplasmatischen Zelleninhalt sich weit abheben. Diese Ausdehnung beruht ebenfalls zunächst auf dem Aufquellen der ganzen Haut in tangentaler, und dem darauf folgenden der inneren Schichten der Haut in radialer Richtung. Denn bei längerer Dauer des Quellens wird die gedehnte Membran gesprengt, der protoplasmatische Inhalt ausgestossen[3]). — Wenn die Cohäsion der in radialer Richtung stärker aufquellenden inneren Schichten mit den äusseren nicht gross ist, da trennen sich jene nach Zersprengung dieser von denselben, und schlüpfen aus dem Risse aus, worauf die gesprengten äusseren Schichten auf einen kleineren Raum sich zusammen ziehen. So bei den Octosporen von Fucus vesiculosus und serratus. Nach Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts eines Sporangiums zu acht Keimbläschen sprengen die radial quellenden inneren Schichten der verdickten Sporangienmembran die äussere Lamelle am Scheitel, und treten aus der Oeffnung hervor, während jene Lamelle zu kleineren Dimensionen sich zusammenzieht. An dem ausgeschlüpften Complex von Membranlamellen wiederholt sich noch einmal der nämliche Vorgang. Die äusserste Lamelle wird

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. Wiss., 7, p. 640.

2) Bei Einbringung der Complexe von Specialmutterzellen des Pollens von Malvaceen, Cucurbitaceen u. A. platzen die Specialmutterzellhäute, worauf die jungen Pollenzellen ausgestossen werden. Dieser Vorgang hat einen ganz anderen Verlauf: die jungen Pollenzellen schwellen stark auf, ohne dass ihre Membran an Dicke zunähme, und sprengen die Haut der Specialmutterzelle, aus welcher sie ausschlüpfen. Nach dem Austritte ist die Pollenzelle beträchtlich grösser als der Raum der Specialmutterzelle. Die Wände der letzteren schwellen auch in tangentaler Richtung nicht merklich auf. Es ist also nur die endosmotische Wasseranziehung des Inhaltes der Pollenzelle bei der Volumenvermehrung derselben thatig.

3) Hofmeister, vergl. Unters., p. 74.

durch die stärker quellenden inneren am Scheitel gesprengt; sie zieht sich zusammen; die inneren Lamellen schwellen noch beträchtlich in radialer Richtung an; dann vertheilen sie sich im Meereswasser zu formloser Gallerte. Ein innigerer Zusammenhang zwischen den Schichten des ausgetretenen Schichtencomplexes besteht nur an der Basis. Hier ziehen an einer eng umgränzten Stelle die stärker quellenden innersten Schichten die zeitweilig äusserste nach sich, sie umstülpend[1]). — Auch bei den reifen Sporenschläuchen der Sphaeria scirpicola Fr. sprengt das Aufquellen einer inneren Schicht der Membran die äusserste Lamelle an der Spitze des Ascus, worauf diese Schicht stark sich verlängernd, mit ihrem oberen Theile aus dem Risse hervortritt. Mit ihrem unteren Theile bleibt sie der äusseren Lamelle anhaften. Die gesprengte äussere Lamelle zieht sich im oberen Drittheil faltig zusammen. Die Volumenzunahme der inneren Membranschicht erfolgt zunächst fast ausschliesslich in Richtung der Flächen. Ihr weiterhin hervortretendes Ausdehnungsstreben in radialer Richtung wird durch die hydrostatische Spannung des flüssigen Inhalts des Ascus gehemmt, so lange dieser geschlossen bleibt. An der Spitze des Ascus ist die hervorgetretene Membranschicht etwas dünner. Hier scheint, noch während sie intact bleibt, ein Theil der Inhaltsflüssigkeit herausgepresst zu werden. Es ist dies daraus zu schliessen, dass innerhalb des Ascus eine Strömung von der Basis zum Scheitel hin eintritt, welche die frei in die Flüssigkeit des Schlauches schwimmenden acht Sporen mit sich fortführt und in der Scheitelwölbung anhäuft. Endlich erhält hier die gequollene Membran eine Oeffnung und eine der Sporen wird sofort in das Loch hineingedrückt. Bald darauf wird sie aus demselben mit grosser Gewalt herausgeschleudert. Sobald dies geschehen, verkürzt sich der Schlauch um ein Geringes, etwa die halbe Länge einer Spore, so dass die Spitze einer zweiten Spore die Oeffnung berührt und in dieselbe hinein gedrückt wird. Der Schlauch verlängert sich aufs Neue, wirft dann die Spore hinaus, verkürzt sich wieder, eine dritte Spore tritt in die Oeffnung, und so fort in steter Wiederholung bis nach Ejection sämmtlicher acht Sporen. Sobald dann die Oeffnung dauernd offen bleibt, verkürzt sich die hervorgetretene Membranschicht um ein Drittel ihrer ganzen Länge; zugleich nimmt ihre Dicke sehr beträchtlich zu[2]). Sie kann jetzt ungehindert in radialer Richtung aufquellen, während zuvor die Kraft, mit der sie diese Quellung anstrebte, in Druck auf den flüssigen Zelleninhalt, und dadurch in Dehnung der Zellhaut in Richtung der Flächen sich umsetzte.

Die Zunahme des Volumens und der Zahl der minder dichten Schichten und Streifen der Zellhaut während des Quellens durch Wasseraufnahme ist am schärfsten ausgeprägt bei den einer excessiven Quellung fähigen Membranen, welche an den Zellen der Aussenfläche der Samen der Quitten, mancher Polemoniaceen, Cruciferen, Plantagineen u. A., der Perikarpien einiger Labiaten und Compositen vorkommen. Rasche Verbreiterung der minder lichtbrechenden Schichten und Streifen, Auftreten neuer solcher Stellen in bis dahin homogen erschienenen dichteren Theilen der Membran, und die Zunahme der Ausdehnung in bevorzugten Richtungen springen hier so sehr in die Augen, dass es zur Darlegung dieser Verhältnisse genauerer Messungen und Zählungen gar nicht bedarf. Es genügt zur Darlegung dieser Verhältnisse, dünne Durchschnitte der betreffenden Gewebe zunächst trocken oder in Alkohol liegend unter das Mikroskop zu bringen, und allmälig Wasser zu ihnen treten zu lassen: etwa in der Weise, dass man wasserhaltigen Alkohol zusetzt, und durch Verdunstung des Alkohol den relativen Wassergehalt der Flüssigkeit allmälig steigen lässt. Viele dieser stark aufquellenden Membranschichten lassen während des Aufquellens eine neu hervortretende, zur Richtung der stärksten Volumenzunahme senkrechte Differenzirung in wasserreichere und wasserärmere Stellen erkennen. Eine den Flächen der Zellhaut annähernd parallele, concentrisch schalige Schichtung kommt häufig solchen quellenden Membranen zu, welche durch Wasseraufnahme ihr Volumen in der Richtung senkrecht auf die Zellhautfläche beträchtlich vermehren. Die freien Aussenwände der Samenepi-

1) Thuret in Ann. sc. nat. 4. Sér., 2, Tf. 13, f. 8, 9; Tf. 14, f. 10—16.

2) Pringsheim in dessen Jahrbüchern 1, p. 190; — der die Spannung der Membran auf endosmotische Wasseraufnahme durch die Inhaltsflüssigkeit der Zelle zurückführen will. Reife Schläuche von Ascomyceten enthalten aber ausser den Sporen nur wässerige Flüssigkeit, wie es scheint, reines Wasser.

dermiszellen der Plantago Psyllium sind bis zum Verschwinden des Lumen verdickt; stellen eine glashelle dicke Schicht dar, die bei Untersuchung dünner Schnitte in Alkohol weder einen lamellösen Bau, noch selbst die seitlichen Gränzen zwischen den Zellen erkennen lässt. Beide werden bei Wasserzusatz während rascher Zunahme der Membrandicke sichtbar: die Gränzfläche je zweier Zellen als eine etwas dichtere Platte, die Lamellen als wechselnd dichtere und minder dichte Schichten. Die Schichten schwellen im Mittelpunkt jeder Zelle rascher in zur Wandfläche senkrechter und in tangentaler Richtung auf, als an den Rändern; jede Schicht erhält Kappen- oder Glockenform, die äusseren früher und stärker als die inneren. Während des Quellens nimmt die Zahl der Lamellen stetig zu, indem im Inneren dichter Schichten neue minder lichtbrechende Schichten auftreten. Das Anschwellen der quellenden Schichten sprengt die Cuticula, die aufgequollene Substanz tritt aus und vertheilt sich rasch im umgebenden Wasser[1]). Die Wölbung ist nicht allein Folge tangentaler Ausdehnung, welche an den Seitengränzen der Zellen Widerstand findet; denn die dichteren wie die minder dichten Schichten sind an den Scheitelpunkten merklich dicker als an den Rändern. Aehnlich verhalten sich die noch beträchtlicher verdickten Aussenwände der Samenepidermiszellen von Pyrus Cydonia. Die Dicke dieser Wände übertrifft die Breite der Zellen um das Vier- bis Sechsfache. Die Gränzflächen zweier benachbarter Zellen sind schon bei Untersuchung in absolutem Alkohol als dichtere Platten deutlich kenntlich. Diese quellen bei Wasserzusatz ebenso wenig auf als die Cuticula. Die dicke Hauptmasse der Zellwand sprengt aber, in zur Aussenfläche senkrechter Richtung quellend, sofort die Cuticula, sie in grossen Fetzen abwerfend und sondert sich dabei in kappenförmige, abwechselnd mehr und minder wasserhaltige Schichten. Aus der gesprengten Cuticula hervorgetreten, vereinzeln sich die dichteren Schichten im umgebenden Wasser durch Zerfliessen der minder dichten[2]). Sie quellen dann langsam noch weiter auf: nicht selten erkennt man dann in der Mitte einer bis dahin homogenen Kappe das Auftreten einer eingelagerten, minder dichten Schicht.

Die während des Quellens sich herausstellende Differenzirung der Membran in Streifen verschiedenen Wassergehalts, wie sie bei Salvia Horminum, bei Senecio u. a. Synanthereen in den Epidermiszellen der Perikarpien, bei den Collomien und bei Teesdalia, in denen der Samen eintritt, ist im vorhergehenden § S. 205 ff. geschildert. — Die Streifung ist in allen beobachteten Fällen eine schraubenlinig die Längsachse der Zelle umkreisende: da in der Richtung senkrecht zu ihr die Volumenzunahme der quellenden Wand am beträchtlichsten ist, so erfolgt während des Aufquellens allgemein eine Drehung des hervortretenden Gallertschlauches um seine Achse, in einer der Wendung der Schraubenstreifen gegenläufigen Richtung.

Das excessive Quellungsvermögen der Epidermiszellenmembranen von Perikarpien und Samen ist in einem wesentlichen Punkte von der eng begränzten Imbibitionsfähigkeit gemeiner Zellmembranen für Wasser verschieden. Wenn diesen letzteren das aufgenommene Wasser durch Behandlung mit Zucker- oder Salzlösungen angemessener Concentration, mit Alkohol oder durch Trocknen entzogen wird, so nehmen sie das frühere Volumen wieder an. Jene nicht; — ein aufgequollener Gallertschlauch von Salvia oder Collomia verkürzt sich zwar etwas, wenn er in absoluten Alkohol gebracht wird; aber er tritt keineswegs in den Raum der gesprengten Zellhäute zurück, sondern ragt dauernd aus denselben weit hervor.

Wird der Zellhaut Wasser entzogen, so treten Aenderungen der Dimensionen derselben ein, welche den bei Flüssigkeitaufnahme stattfindenden analog, aber entgegengesetzter Art sind. Eine Verminderung der Flächenausdehnung der Zellmembranen tritt schon dann in merklichem Grade ein, wenn denselben durch Einbringung in Zuckerlösung Wasser genommen wird. An langgestreckten Zellen ist dabei die Verringerung des transversalen Durchmessers beträchtlicher, als die des longitudinalen.

---

1) Cramer in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 2, 1; Hofmeister, Ber. Sachs. G. d. W. 1858, p. 22. 2) Cramer ebends., Hofmeister ebends.

Eine Blattzelle der Nitella mucronata zeigte mir in Wasser (an einer durch einen anhaftenden kleinen fremden Körper genau bezeichneten Stelle einen Querdurchmesser von 9,6 M.Mill., eine Länge von 55,85 M.Mill. In Zuckerlösung (in welcher der Zelleninhalt schrumpfte, die Zelle aber cylindrisch blieb) betrugen die betreffenden Maasse 9,06 und 54,25 M.Mill. Die Verminderung der Breite belief sich somit auf 5,6 pCt. die der Länge auf 2,86 pCt. Die Abnahme der Dimensionen der Membran der in Zuckerlösung gebrachten Zelle ist nicht allein bedingt durch die Aenderung der endosmotischen Spannung des flüssigen Inhalts. Denn ich fand sie auch an Abschnitten der cylindrischen Stammzellen der Nitella flexilis, welche beiderseits offen sind und aus denen der Inhalt völlig ausgetreten ist. Es maassen solche Abschnitte in Mikro-Millimetern:

	In destillirtem Wasser		In Zuckerlösung		Abnahme in %	
	Breite	Länge	Breite	Länge	d. Breite	d. Länge
a.	471,3	2394.	462,3	2349,3	4,2	1,6
b.	456	1646,6	443,3	1624	2,8	0,77
c.	471,3	1531,5	465,5	1526,3	4,2	1.
d.	430,6	1342,6	418	1330	3.	1.
e.	325,6	455.	506,6	447,1	3,7	1,9
f.	557,3	576,3	532.	570.	4,5	1,1
Aehnlich verhielten sich die Häute quer durchschnittener Zellen von Cladophora fracta:						
a.	79,8	205,2	76.	203,3	5.	1.
b.	72,2	207,7	68,4	2078,6	5,2	0,9

Aehnliche Ergebnisse erhielt Nägeli bei Messung viereckiger Membranenstücke von Zellen der Chamaedoris annulata Mont. Die Länge trockener solcher Stücke nahm durch völlige Tränkung derselben mit Wasser zu um 2,78—4,71 pCt., die Breite um 3,67—6,12 pCt. [1]).

Dieser Bevorzugung einer bestimmten Richtung der Schrumpfung beim Wasserverluste entspricht die Differenzirung derselben Membranen in Streifen verschiedenen Wassergehalts. Sie alle zeigen Längs- und Querstreifung. Die erstere ist die bei weitem deutlichere; die Breite eines Paares von je einem dichteren und einem minder dichten Längsstreifen ist beträchtlicher, als diejenige eines solchen Paares von Querstreifen.

Analoge Erscheinungen treten an schräg gestreiften Zellen hervor. Da der Winkel mit der Zellenachse, in welchem die Schrägstreifen der Membranen langgestreckter Zellen ansteigen, kleiner zu sein pflegt, als 45°, da die Streifen relativ steil verlaufen, so hat eine Verringerung der Ausdehnung der Zellhaut bei Austrocknung, welche vorwiegend in der Richtung senkrecht auf die Streifen erfolgt, eine stärkere Verminderung der Breite als der Länge der Zellhaut zur Folge.

An lebenden Brennhaaren der Nesseln tritt bei Einbringung in Zuckerlösung beträchtliche Verminderung des Querdurchmessers ein, während die Länge constant bleibt oder in sehr geringem Grade zunimmt. Die Erscheinung ist völlig unabhängig von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts, denn sie zeigt sich mit grösster Deutlichkeit an Endzellen von Brennhaaren, die nahe über der Basis durchschnitten werden, deren Innenraum also weit geöffnet ist. So maassen z. B. in Mikromillimetern an so durchschnittenen Brennhaaren der Urtica pilulifera, die in Zuckerlösung die Form von Kegeln mit kreisförmigem Querschnitt behielten,

	Querdurchmesser des unteren Endes		Länge		Verschmälerung	Verkürzung
	in destillirtem Wasser	in Zuckerlosung	in destillirtem Wasser	in Zuckerlösung [2])		
1)	72,2	61,7	595,5	608	12½%	2%
2)	102,6	91,2	1418,6	1444	13%	1,8%
3)	144,4	133	1836,6	1862	8%	2%
4)	95	85,5	1412,3	1418,6	10%	0,44%
5)	153	139,2	1697,3	1710	9,3%	0,75%

1) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai, p. 33.

2) Die Zuckerlosung war in allen Fällen von gleicher Concentration, nahezu gesättigt.

Noch schärfer ist der Unterschied zwischen Verschmälerung und Verkürzung der Zellhaut bei völligem Austrocknen derselben. Sehr viele Fadenalgen, wie Cladophora fracta und glomerata, die Oedogonien und Spirogyren, verkürzen ihre Zellen beim Austrocknen nur sehr wenig, ziehen sich aber in der Mittelgegend transversal zu platten Bändern zusammen, derart, dass die plan gewordenen Wandflächen dicht auf einander liegen. Die grösste Breite der Mittelgegend übertrifft kaum den Querdurchmesser der frischen cylindrischen Zelle. Es sind die Richtungen dieser Zusammenziehung in je zwei benachbarten Zellen des Fadens zu einander senkrecht. Kein Zweifel, dass sie mit der bei den Cladophoren hervortretenden Längs- und Querstreifung der Zellhaut derart im Zusammenhang steht, dass durch das Austrocknen der weicheren Längsstreifen eine grössere Raumverminderung eintritt als durch das der weicheren Querstreifen, — und dass das Vorkommen dieser Erscheinung bei Spirogyra und Oedogonium berechtigt, für diese einen ähnlichen Bau der Zellhaut zu folgern, wie er bei Cladophora besteht. Langgestreckte Zellen mit mehr oder minder deutlicher Schrägstreifung der Wand drehen sich beim Trocknen. Die Richtung der Drehung ist annähernd beständig links z. B. bei den meisten Bastzellen und Holzzellen (den letzteren bei sehr scharfem Trocknen durch Erhitzung), den Haaren von Anemone Pulsatilla. Junge dünnwandige Bastzellen von Carpinus Betulus, Sophora japonica, Vitis vinifera drehen rechts, alte links[1]). — Lässt man unter dem Mikroskope Stücke querdurchschnittener, aus frisch vegetirenden Stängeln genommener Bastzellen von Linum usitatissimum eintrocknen, so verringert sich der Querdurchmesser der sich drehenden Zelle sehr beträchtlich. Zugleich findet eine, aber sehr geringe Verlängerung der Zelle statt.

Werden lebende und also wasserhaltige Zellmembranen vollständig ausgetrocknet, so wird dadurch ihr Imbibitionsvermögen für Wasser erheblich vermindert. Sie nehmen nach der Austrocknung auch bei reichlichster Wasserzufuhr das frühere Volumen nicht vollständig wieder an. Wasserreiche Membranen und Membranentheile werden von dieser Herabdrückung des Imbibitionsvermögens relativ stärker betroffen, als wasserärmere.

Die Zellen getrocknet gewesener Fadenalgen nehmen auch bei langdauernder Einweichung in Wasser den früheren Turgor nicht wieder an. Die radialen Risse des Holzes ausgetrockneter Scheiben des Stammes von Laubhölzern schliessen sich nicht wieder vollständig, auch wenn das Holz wochenlang unter Wasser getaucht erhalten wird. Die aus den Epidermiszellen der Merikarpien von Salvia Horminum, der Samen von Teesdalia nudicaulis, Collomia coccinea bei Durchfeuchtung herausgetretenen Gallertschläuche schwellen nur wenig wieder auf, wenn sie nach völligem Austrocknen wieder unter Wasser gebracht werden.

b. Imbibition andrer Flüssigkeiten als Wasser.

Die pflanzlichen Membranen imbibiren andere Flüssigkeiten als Wasser, theils mit geringerer, theils mit grösserer Intensität als dieses: die Anziehung zwischen den festen Theilen der Membranen und der Flüssigkeit ist im Allgemeinen grösser als für Wasser für Säuren, Alkalien, saure und basische Salze; kleiner für Lösungen neutraler Salze und neutraler Stoffe überhaupt, wie Alkohol, Zucker, Gummi. Auch manche mit Wasser nicht mengbare Flüssigkeiten werden den Zellmembranen von Pflanzen eingelagert: so namentlich fette und ätherische Oele, und die Lösungen anderer Körper in denselben. Die vollständige Durchtränkung einer Membran mit Wasser oder wasserhaltiger Flüssigkeit schliesst die Imbibition einer mit Wasser nicht mengbaren Flüssigkeit nicht vollständig aus, und um-

1) C. Schimper in Bot. Zeit. 1857, p. 768.

gekehrt. Eine völlig feuchte, mit einer dünnen Wasserschicht auch an der Aussenfläche überzogene Membran wird von fetten und von vielen ätherischen Oelen zunächst zwar nicht benetzt, und imbibirt davon nichts; eine mit Fett getränkte Membran ist für Wasser zunächst unbenetzbar und undurchdringbar. Sehr lange dauernde Berührung einer von Wasser durchtränkten Membran mit Oel in grosser Masse führt aber zur Einlagerung eines Theiles des Oeles. Während längerer Zeiträume fortgesetzter Contact von Fett imbibirter Membranen mit Wasser oder wässeriger Flüssigkeit veranlasst den Eintritt eines Theiles dieser in die Membran unter Verdrängung eines Theiles des imbibirten Fettes. Ist die Sättigung der Membran mit einer gegebenen Imbibitionsflüssigkeit nicht vollständig, so kann örtlich eine andere, mit jener nicht mischbare Flüssigkeit in sie eindringen: ein Fall, der in der lebenden Pflanze bei Durchgang von Oel durch die Wände wasserhaltiger, und von Wasser durch die Wände ölhaltiger Zellen vielfach eintritt. Oft haben, von verschiedenen Theilen (Areolen, Schichten) der nämlichen Membran die eine relativ grössere Affinität zu wässerigen, die anderen zu mit Wasser nicht mengbaren Flüssigkeiten. Solche Membranen können gleichzeitig von zwei nicht mengbaren Flüssigkeiten imbibirt sein.

Die Einlagerung eines mit der vorhandenen Imbibitionsflüssigkeit nicht mengbaren flüssigen Körpers bei längerem Contact grösserer Mengen des letzteren zeigt sich anschaulich an den Wänden der Korkzellen. Frischer Kork ist von Wasser nicht benetzbar, für dasselbe impermeabel. Seine Zellmembranen sind getränkt von einer fettigen (wachsähnlichen), mit Aether ausziehbaren Substanz[1]). Bei längerer Berührung mit grösseren Quantitäten von wässeriger Flüssigkeit, z. B. des Propfens mit dem Inhalte liegender Wein-, Bier- oder Mineralwasserflaschen, wird der Kork aber von diesen Flüssigkeiten vollständig durchtränkt. — Bringt man dünne Durchschnitte von Fichtenholz, von Endosperm der Phytelephas macrocarpa, vom Basttheile der Gefässbündel der Iriartea exorrhiza, die man mit Mandel- oder Citronenöl imbibirt hat, unter dem Mikroskope in vieles Wasser, so sieht man das Oel in Tropfen aus den Zellhäuten ausgeschieden werden, während Wasser (welches zur Veranschaulichung des Versuchs mit ammoniakalischer Lösung von Carmin gefärbt werden mag) in die Membranen eintritt. Werden nicht zu dünne Durchschnitte des Endosperms von Phytelephas macrocarpa, welche ammoniakalische Carminlösung imbibirt und den Inhalt der Zellen intensiv roth, die Zellwände blass rosenroth gefärbt haben, nach Abtrocknen der Schnittflächen mit Fliesspapier in Citronenöl gelegt, so verdrängt dieses aus Zellenwänden und Zelleninhalt allmälig die Carminlösung, welche theils an den Schnittflächen, theils in den Höhlungen geschlossener Zellen in Form intensiv rother Tropfen ausgeschieden wird. — Die Membranen und der Inhalt unverletzter lufttrockener Pollenkörner der verschiedensten Art imbibiren begierig ätherische Oele, und werden, von diesen durchtränkt, in hohem Grade durchscheinend. Aus dem Oel genommen und in Wasser gelegt werden sie opak, indem das den Membranen eingelagerte Oel durch Wasser verdrängt, und in Tropfenform ausgestossen wird, worauf der Inhalt, ein Gemenge aus mit Wasser quellenden und in ihm löslichen und aus mit Wasser nicht mischbaren Körpern, in jenen seiner Bestandtheile sehr viel Wasser anzieht, und so zu Tropfen sehr verschiedenen Lichtbrechungsvermögens sich differenzirt. Umgekehrt werden Pollenzellen, die nur halbtrocken, mit Wasser durchtränkt aber nicht gesättigt, in ätherisches Oel gebracht werden, allmälig von diesem durchdrungen und durchscheinend gemacht, wobei Wasser an der Aussenfläche des Korns in Tröpfchen sich ausscheidet.

Die Exinen mancher Pollenkörner sind besonders geeignet, die gleichzeitige Imbibition verschieden dichter Stellen derselben Membran durch differente, nicht mischbare Flüssigkeiten zu veranschaulichen. Werden die Membranen durch Quetschung gesprengter und entleerter

1) Doepping in Wöhler u. Liebig, Ann. 1843, 4, p. 286.

Pollenzellen von Scorzonera hispanica in Citronenöl gelegt, so nehmen sie eine so gleichartige Durchscheinenheit an, dass die prismatischen dichteren und die zwischen diese gelagerten minder dichten, auf der Aussenfläche des Korns senkrecht gestellten Parthieen der vorstehenden Leisten der Exine nur mit Mühe erkannt werden können. Lässt man unter dem Mikroskope zu solchen, aus dem Oele herausgenommenen Körnern einseitig Wasser treten, so sieht man, dass zunächst nur die minder dichten Theile der vorspringenden Netzleisten, unter Ausstossung von Oeltröpfchen Wasser aufnehmen, während die dichteren prismatischen Parthieen noch von Oel durchtränkt bleiben. Diese behalten das bisherige hohe Lichtbrechungsvermögen; jene stimmen das ihrige tief herab, und so scheiden sich beide aufs schärfste. Die dichteren Stellen erscheinen bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops als lichte Streifen zwischen den dunklen minder dichten.

Mit Wasser mengbare Flüssigkeiten, welche alkalisch oder sauer reagiren, werden von den meisten Zellhäuten in grösserer Menge eingelagert, als reines Wasser. Auch derb- und festwandige Zellhäute, die bei Wasserentziehung ein nur sehr geringes Schwinden, bei Wasserzusatz eine kaum merkliche Zunahme des Volumens zeigen, quellen bei Zuführung solcher Lösungen beträchtlich auf. Die Volumenzunahme ist eine dauernde; sie bleibt bestehen auch nach Auswaschung oder nach Neutralisation des Quellungsmittels. — Die Erscheinungen, welche bei Imbibition solcher Flüssigkeiten hervortreten, sind von grosser Mannichfaltigkeit im Einzelnen und stehen im offenbaren Zusammenhange mit der verschiedenartigen chemischen Constitution der Zellhäute. Im Allgemeinen quellen Membranen aus reinem Zellhautstoff stärker in Säuren, schwächer in Alkalien; stark cuticularisirte Membranen (§ 30) kaum merklich in Säuren, dagegen beträchtlich in Alkalien. Für Membranen aus reinem Zellhautstoff oder für solche aus denen durch Ausziehen mit Salpetersäure oder Königswasser oder einem erwärmten Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure die Verbindungen fremder Substanzen mit dem Zellhautstoffe entfernt worden sind, lässt sich ungefähr folgende aufsteigende Scala der Affinität von Quellungsmitteln zur Zellhaut aufstellen: Essigsäure, Chlorwasserstoff, Salpetersäure, Aetzkalilauge, ein Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure, Iodwasserstoff, Kupferoxydammoniak, Schwefelsäure.

Die Differenzen der Richtungen und der Intensitäten des Aufquellens der Zellmembranen in derartigen Flüssigkeiten sind im Wesentlichen gleicher Art mit denjenigen, welche bei Imbibition von reinem Wasser sich herausstellen.

Bei fest- und dickwandigen Zellen ist es der gewöhnlichste Vorgang, dass die äusserste Schicht der Haut in nur ganz geringem Maasse am Aufquellen sich betheiligt, dass auch die innerste Lamelle der Membran nur mässig aufquillt, und dass die mittleren Schichten ihr Volumen nach allen Richtungen am stärksten vermehren. So bei Behandlung vieler dickwandiger Holz-, Bast- und Parenchymzellen mit Schwefelsäure, wobei die stärkst quellenden mittleren Schichten der Membran gemeinhin deren äusserste Lamelle sprengen, und oft auch die innerste Schicht zerreissen oder von ihr stellenweise sich ablösen. So z. B. in den Holzzellen von Juniperus Sabina[1]). — Bestimmte Richtungen der Volumenzunahme sind auch beim Aufquellen in Säuren oder Alkalien bevorzugt. Die Anschwellung von Bastzellen, Holzzellen und Gefässen erfolgt vorzugsweise in die Dicke und Breite, aber wenig in die Länge[2]). Die Zunahme der Ausdehnung in Richtung senkrecht auf der Fläche ist dabei in den äusseren Schichten der Membran sichtlich relativ grösser als in den inneren. Der Querdurchschnitt einer Bastzelle von Cinchona calisaya sprengt, in Schwefelsäure liegend, die äussersten sehr wenig quel-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 309 ff. 2) Derselbe a. a. O. p. 308.

lenden Lamellen seiner Membran durch die Zunahme in Richtung des Radius der nächst inneren Lamellen. Indem die innersten Lamellen stärker in Richtung der Fläche sich ausdehnen, als die äusseren, setzt der Riss eine Strecke weit gegen die Zellenachse hin sich fort. In den einzelnen Schichten nimmt von Aussen nach Innen das Quellungsstreben in Richtung der Fläche rasch zu. Complexe von Lamellen derselben trennen sich von einander und jeder nächstinnere Complex zeigt eine stärkere relative Zunahme der Flächenausdehnung, als der nächst äussere. In den innersten Schichten sind Quellung in den Richtungen der Dicke und Fläche ungefähr gleich; hier tritt keine Zerreissung ein. Aehnlich bei Bastzellen von Hanf, Flachs u. a.[1]). — In den inneren Schichten langgestreckter dickwandiger Zellen überwiegt ferner bei der Quellung in Richtung der Fläche diejenige in longitudinaler weit die Zunahme der Ausdehnung in transversaler Richtung. Dies zeigt sich in der Faltung und Verbiegung der inneren Schichten während des Aufquellens: z. B. der Bastzellen von Linum usitatissimum in Kupferoxydammoniak[2]); beim Liegen von Zellen der Cladophora glomerata und fracta in Essig- oder Salzsäure, bei Aufweichen von Zellen der Griffithia corallina in süssem Wasser u. s. w. Es bestehen auch in dieser Beziehung Unterschiede von Schicht zu Schicht. Dies ergiebt sich aus dem Verhalten von Bruchstücken dickwandiger vielschichtiger Zellen in Quellungsmitteln. Kurze Stücke von Flachs- oder Baumwollfasern lassen die inneren Schichtencomplexe aus den Endflächen weit hervortreten, wenn sie in Kupferoxydammoniak aufquellen; dabei sind die Endflächen jedes Complexes stark von der Zellenachse abwärts geneigt[3]).

In Schwefelsäure oder in Kupferoxydammoniak quellende Bastzellen erleiden die stärkste Ausdehnung der Membranfläche in einer zur Längsachse der Zelle geneigten, durch das hervortretendste Streifensystem bezeichneten Richtung. Ist der Winkel dieser Neigung sehr spitz, so verringern die Bastzellen ihre Länge, während Umfang und Wanddicke zunehmen. »Die Bastfaser und jede einzelne Schicht derselben wird beim Aufquellen kürzer und dicker, wobei eine Drehung um die Achse erfolgt[4]).« An Stücken von Bastzellen des Linum usitatissimum, welche während des Aufquellens in Kupferoxydammoniak Cylinderform behielten, bestimmte Nägeli durch directe Messung eine Abnahme der Länge von 40—60 pCt. bei einer Zunahme des Querdurchmessers um das Drei- bis Fünffache und des Volumens um das Zwölf- bis Fünfzehnfache[5]). — Die Bevorzugung bestimmter Richtungen der Volumenzunahme steht auch bei dem Aufquellen in energischer als Wasser wirkenden Imbibitionsflüssigkeiten in einer bestimmten Beziehung zu der sichtbaren Schichtung und Streifung der Zellmembran. Diese Beziehung ist aber die entgegengesetzte von der bei dem Quellen mit Wasser hervortretenden. Bastzellen die in Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak quellen, dehnen sich vorzugsweise in Richtung der deutlichst hervortretenden Streifung. Die Windungen der Schraubenstreifen werden niedergedrückt[6]). Vorwiegend in Richtung des Verlaufes der dichtesten und der mit diesen wechselnden mindest dichten Streifen der Membran wird Flüssigkeit der Membranfläche eingelagert; nicht wie bei den quellenden Zellhautschichten von Salvia und Collomia senkrecht zu jener Streifung. Die Drehung der quellenden Zellen erfolgt der Richtung der Schrägstreifen gleichsinnig, nicht widersinnig. — Einen Antheil an dieser Erscheinung hat auch der Umstand, dass die äussersten sehr wenig quellenden Lamellen der Bastzellenmembranen in transversaler Richtung dehnbarer sind als in longitudinaler. Die inneren Schichten können beim Aufquellen deshalb leichter an Umfang als an Länge zunehmen. Die Zunahme des Umfangs bedingt dann eine Verminderung der Steilheit der tangentalschiefen Streifung. Sie bedingt diese Verminderung auch für jedes zweier sich kreuzenden Systeme von Schrägstreifen derselben Membranlamelle. Man kann den Vorgang durch die Annahme schematisch sich versinnlichen, dass quadratische Stellen der Zellhautfläche, deren eine Diagonale der Zellenachse parallel stehe, im Ausdehnungsstreben begriffen seien, welches nur in transversaler oder in tangentalschiefen Richtungen sich zu verwirklichen vermöge. Dann würden bei transversaler

---

1) Nägeli a. a. O., p. 97, Tf. 5, f. 56. 2) Derselbe a. a. O. f. 57, 58.
3) Derselbe a. a. O. f. 50—53, 59. 4) Derselbe a. a. O., p. 99.
5) a. a. O. p. 90. 6) Nägeli a. a. O., p. 99.

Richtung der Ausdehnung die quadratischen Stellen die Gestalt von Rhomben erhalten, deren kleinere Durchmesser der Zellenachse parallel blieben. Ist die Richtung der Grössezunahme tangentalschief, so würde die quadratische Stelle in die Form eines Rhomboïds übergeführt, dessen längere Seiten in der Richtung der Ausdehnung liegen. In dem letzteren Falle tritt eine Torsion der Zelle ein, deren Richtung mit derjenigen der stärkeren Ausdehnung zusammenfällt. — Ein ähnlicher Erfolg wird eintreten, wenn die Ausdehnung der Membranfläche nach mehreren oder allen Richtungen geschieht, dafern unter diesen Richtungen eine tangentalschiefe besonders bevorzugt ist.

Die Imbibition von Flüssigkeit durch einen festen Körper kann, nach der allgemein anerkannten Vorstellung von der Undurchdringlichkeit der Materie, nicht anders gedacht werden, denn als die Einlagerung von Flüssigkeitstheilchen an und zwischen die Theilchen der festen Substanz. Der Menge, dem Volumen der eingelagerten Flüssigkeitstheilchen entspricht eine Zunahme des Volumens, eine Quellung des imbibirenden Körpers. Die Beobachtung zeigt, dass die Flüssigkeit aufnehmenden Zellmembranen nach allen Richtungen des Raumes hin an Ausdehnung wachsen; bei Flüssigkeitsentziehung in allen Richtungen schrumpfen, wenn auch in verschiedenen Richtungen mit verschiedener Intensität. Es geht aus diesen Erscheinungen hervor, dass allseitig zwischen und neben die festen Theilchen der Membran Flüssigkeitstheilchen eingelagert werden; dass in der durchfeuchteten Zellhaut die festen Theilchen von Flüssigkeitshüllen umgeben sind. Die nach verschiedenen Richtungen ungleiche Intensität des Aufquellens beruht selbstverständlich darauf, dass in den Richtungen stärkerer Ausdehnung grössere Mengen von Flüssigkeit eingelagert werden, als in denen geringerer. In einer gequollenen Membran liegen demnach in den Richtungen stärkerer Quellung in der gleichen linearen Erstreckung mehr Wassertheilchen, als in den Richtungen geringeren Aufquellens. Da kein Grund vorliegt, anzunehmen, dass die Wasserhüllen der festen Membrantheilchen an verschiedenen Stellen von beträchtlich verschiedener Mächtigkeit seien, so ergiebt sich aus den ungleichen Maassen der Ausdehnung imbibirender Membranen mit Nothwendigkeit die Vorstellung, dass die festen Theilchen der Substanz nach verschiedenen Richtungen des Raumes von ungleicher Ausdehnung, dass sie anisodiametrisch sein müssen; von grösster Ausdehnung nach den Richtungen geringsten Aufquellens und umgekehrt.

Die Anschauung, dass die kleinsten Theile der organisirten Substanzen im feuchten Zustande von Flüssigkeitshüllen umgeben seien, wurde mit den daran sich knüpfenden, im Obigen angedeuteten, in § 39 weiter ausgeführten Consequenzen zuerst (1858) von Nägeli[1]) ausgesprochen und durchgeführt: zunächst durch genaue Darlegung der Erscheinungen des Aufquellens bei Flüssigkeitsaufnahme und des Schrumpfens bei Flüssigkeitsentziehung. Zu dem gleichen Ergebniss gelangte derselbe auf einem zweiten, völlig verschiedenen Wege: durch die Erörterung der sichtbaren feinsten Structur (Schichtung und Streifung) der Membranen grosser Algenzellen[2]) (vergl. § 27 u. 28).

Excessiv quellende Membranen oder Membranpartieen vertheilen ihre Substanz endlich vollständig in der Imbibitionsflüssigkeit (S. 230). Der feste Aggregatzustand der Membran geht verloren, sie wird in der Flüssigkeit gelöst. Die Wasserhüllen der festen Theilchen erhalten eine so bedeutende Mächtigkeit, dass die Massenattraction der festen Partikel aufeinander nicht mehr wirkt. So ist die

1) Pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 332, 341.
2) Sitzungsb. bayer. Akad. 1862, 8. März (p. 203 des Separatabdrucks).

Auflösung von Zellmembranen in Flüssigkeiten von der Imbibition dieser durch jene nur quantitativ verschieden; die Quellung über einem bestimmten, nach specifischen Differenzen höchst verschiedenem Grade hinaus ein Uebergangszustand zur Lösung.

c. Löslichkeit in Wasser bei niederer Temperatur.

Der Unterschied der Zellmembran vom Zelleninhalte, welcher auf der Fähigkeit des Widerstands jener gegen Wasser, auf ihrer Unlöslichkeit in Wasser oder wässeriger Inhaltsflüssigkeit der Zelle beruht, ist nur ein relativer. Da die Membran durch Erhärtung einer halbflüssigen Schicht an der Aussenfläche des Inhalts entsteht, so müssen Uebergangsstufen zwischen der plastischen Beschaffenheit dieser Schleimschicht und dem festen Zustande der Membran vorkommen, wenn jene Erhärtung langsam vor sich geht (S. 147). Und auch die Unlöslichkeit der fertigen, festen Zellhaut in Wasser oder in der wässerigen Inhaltsflüssigkeit von Zellen und Intercellularräumen lebender Pflanzen ist keine absolute. Die Substanz erhärteter, elastischer Zellmembranen geht vielfach in einen löslichen Zustand über, und wird gelöst, sei es an beschränkten, scharf umschriebenen Stellen, so dass Löcher in der Zellhaut entstehen; — sei es innerhalb bestimmter Schichten der Membran, — sei es endlich in der Totalität derselben, so dass vollständige Verflüssigung der Zellhaut eintritt.

Die örtliche Auflösung von Zellmembranen ist in zwei Reihen von Erscheinungen weit verbreitet: in dem Verschwinden der dünnen Membranschicht, welche die peripherische Endigung der Tüpfel verdickter Zellhäute verschliesst, — und in der Bildung von Löchern in den Mutterzellen der Fortpflanzungszellen von Algen und Pilzen; von Löchern, welche bestimmt sind entweder den Austritt von Schwärmsporen oder Spermatozoïden, oder den Zutritt von Spermatozoïden zu Keimbläschen zu gestatten.

Die Lösung und Aufsaugung, die Resorption der Membranlamelle, welche die Tupfel einer Zellhaut nach aussen verschliesst, lässt sich am leichtesten bei der Bildung der Löcher in den Zellmembranen der Blätter und Stängelrinde der Sphagnen, der Blätter von Oncophorus glaucus und anderen Leucobryaceen beobachten. Die Blätter dieser Moose bestehen aus zweierlei Zellen: langgestreckte schmale chlorophyllhaltige Zellen bilden ein Maschenwerk, dessen Zwischenräume von grösseren, breiteren, jung chlorophyllarmen, später chlorophylllosen Zellen ausgefüllt sind; — bei Sphagnum bilden die Zellen eine einfache Schicht, bei Oncopherus theilen sich die chlorophyllarmen der Mittelgegend des Blattes durch der Fläche desselben parallele Wände; in beiden Fällen schwellen die chlorophyllarmen beträchtlich an, über die chlorophyllreichen beiderseits hervortretend, bei Oncophorus stets, bei Sphagnum nicht selten sie überwallend und umschliessend. Auf den Wänden der chlorophyllarmen Zellen bilden sich flache, meist ovale Tüpfel, die von einem wenig erhabenen, nach dem Innenraume der Zelle vorspringenden Ringwalle umgeben sind. Sehr frühe schon, noch bevor die Blätter (durch die letzte Streckung der Zellen) ihre volle Grösse erreichen, verschwindet die verschliessende Membran dieser Tüpfel bei Sphagnum; sie erhält sich etwas länger bei Oncophorus. Gleichzeitig mit der Entstehung des Loches in der Haut der Zelle verschwindet der protoplasmatische Inhalt desselben; sie führt fortan nur Luft oder, bei völliger Durchfeuchtung der Moospflanze, Wasser[1]). In einer ähnlichen Weise entstehen die Löcher, welche zwei übereinanderstehende Gefässzellen verbinden, die trennende Scheidewand beider durchbrechend.

1) v. Mohl, verm. Schr., p. 305, 310.

Es bildet sich jederseits an dieser Wand ein einziger kreisrunder flacher Tüpfel mit erhabenem Rande (z. B. bei Quercus, Fraxinus, Paulownia), oder eine Reihe breit gezogener solcher Tüpfel (z. B. bei Betula, Vitis). Deutlicher als bei Sphagnum ist der Ringwall einwärts, gegen den Mittelpunkt des Tüpfels geneigt; und oft springt er ziemlich weit nach demselben hin vor. Weiterhin, gegen den Zeitpunkt, zu welchem die Gefässzellen ihren flüssigen Inhalt verlieren, verschwindet die verschliessende Membran des Tüpfels, und beide Gefässzellen, jetzt lufthaltig, stehen mitteist eines offenen kreisförmigen Loches, oder mittelst einer Reihe breitgezogener Löcher mit einander in Verbindung[1]). In der nämlichen Art wird nach Ausbildung der behöften Tüpfel der Seitenflächen der Holzzellen von Coniferen, und der Gefässe sowie der gefässähnlichen Holzzellen angiospermer Dikotyledonen die Membran resorbirt, welche die peripherischen Enden zweier auf einander stossender Tüpfel von Nachbarzellen trennt (S. 174). Die einander angränzenden Holzzellen, oder Holz- und Gefässzellen treten seitlich in offene Communication ihrer Höhlungen. Diese Resorption erfolgt vielfach erst spät, nach Jahren, und es geht ihr (bei Coniferen) nicht selten eine Zunahme der Flächenausdehnung der Scheidewand voraus, vermöge deren sie sich wölbt, und der gewölbten Seitenfläche des einen der beiden planconvexen Tüpfelhöfe sich anschmiegt, die Ausmündung des Tüpfelkanals in denselben verschliessend. In Folge dieser Quellung der zur Verflüssigung sich vorbereitenden Membran erscheint der eine Tüpfelkanal an seiner peripherischen Endigung zu einem biconvex linsenförmigen Hohlraume erweitert; der andere plötzlich geschlossen[2]). Die Verflüssigung der den Tüpfelhof verschliessenden Membran unterbleibt völlig, wenn ein behöfter Tüpfel auf einen nicht behöften Tüpfel, oder auf die nicht getüpfeite Membran einer Nachbarzelle stösst, z. B. auf der Gränze einer gefässähnlichen Holzzelle und einer Markstrahlenzelle, einer Gefässzelle und einer Holzparenchymzelle. — Eine Modification der Verflüssigung dünn gebliebener Stellen einer im übrigen verdickt gewordenen Zellhaut tritt auf bei der Zerspaltung der Membran der Specialmutterzellen der Equisetumsporen zu den sogenannten Elateren. Die Wand dieser Zelle, welche der eingeschlossenen Spore dicht anliegt, wird — obwohl eigenen, von dem der Spore verschiedenen Zelleninhalts entbehrend — in zwei parallelen, schraubenlinigen, relativ breiten Streifen verdickt. Die schmalen, unverdickten Stellen zwischen den verdickten Bändern werden während des Beginns dieser Verdickung allmälig von aussen her verflüssigt, so dass die kugelige Spore nun von zwei freien Schraubenbändern umwunden erscheint[3]). In ähnlicher Weise verschwinden die dünn gebliebenen Stellen der Membranen der Spiralfaserzellen, welche die pergamentartige Hülle der Wurzeln der meisten baumbewohnenden und einiger erdbewohnenden Orchideen besteht, nach der Ausbildung der Verdickungen schraubenlinig verlaufender schmaler Parallelstreifen der Membran. In der fertigen Wurzelrinde sind diese Streifen allein übrig, dünne Fasern darstellend, welche eine von feinen Spalten durchbrochene Membran darstellen. In einigen Fällen sind bandförmige Gruppen solcher Parallelfasern direct geordnet, dass sie breitere rhombische Spalten zwischen sich frei lassen; dünn gebliebene Stellen der Membran, die gleich den schmäleren zwischen den Fasern resorbirt zu werden pflegen; so bei Epidendrum elongatum[4]).

Nach der Ausbildung der Schwärmsporen der Algen und Pilze werden diese in den meisten Fällen aus der Mutterzelle in der Art entlassen, dass an einer kleinen, scharf umschriebenen Stelle der Mutterzellhaut Verflüssigung eintritt, und so ein Loch sich bildet. Bei vielen der hieher gehörigen Formen hat diese Stelle eine bestimmte Lage: sie fällt zusammen mit dem Orte, an welchem die Zerklüftung des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Schwärmsporen beginnt. An Mutterzellen, welche die Endzellen von gegliederten Fäden sind, befindet sie sich

1) Schacht de maculis etc. Bonn 1860, p. 8; Dippel in Bot. Zeit. 1860, p. 322.

2) Hartig, Beitr. z. Entw. d. Pflanzenz. Berlin 1843, f. 15 bei o; — derartige Bilder erhält man an Tüpfeldurchschnitten des Tannen- und Fichtenholzes öfters, an Kiefernholz seltener.

3) v. Mohl, Flora 1833, 1, p. 45; verm. Schr. p. 72; — Hofmeister, vergl. Unters. 99 und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 286; — Sanio in Bot. Zeit. 1856, p. 181; 1857, p. 659.

4) v. Mohl, verm. Schr., p. 321.

an der Spitze; an Gliederzellen nahe unter der oberen Scheidewand oder in der Mitte der Seitenwand. Häufig erscheint dann die Zellhaut an dem Orte der künftigen Durchlöcherung zur Papille ausgestülpt, und diese Papille ist erfüllt mit der farblosen Flussigkeit, welche die zu Schwarmsporen sich zusammenziehenden Portionen des protoplasmatischen Zelleninhalts während der Zusammenziehung ausscheiden. So bei Saprolegnia prolifera[1]), Cladophora glomerata, Chaetomorpha aerea[2]), bei Peronospora infestans und Umbelliferarum[3]); in besonders ausgebildeter Weise bei Chroolepus aureum var. tomentosum[4]) und Chroolepus lageniferum[5]). Auch Mutterzellen von Schwärmsporen, die ihren gesammten protoplasmatischen Inhalt unzerklüftet durch eine enge Oeffnung der Haut ausstossen, worauf dieser Inhalt ausserhalb der Zellmembran zu Schwärmsporen sich fractionirt, zeigen ähnliche Erscheinungen: die Mutterzellen der Zoosporen von Pythium proliferum[6]), die keimenden Conideen von Peronospora densa und P. macrocarpa[7]). Noch augenfälliger ist an den Mutterzellen der Eysporen das Verhältniss der Durchbohrungsstelle der Zellhaut zu einer an der Innenfläche der Membran sich bildenden Anhäufung von farbloser, und bei Vaucheria und Oedogonium deutlich schleimiger Flüssigkeit, die aus den zum Keimbläschen (zur Oosphärie) sich zusammenziehenden protoplasmatischen Zelleninhalte ausgestossen wird. So die Entstehung des einen Loches in der Zellhaut der Oogonien bei Vaucheria sessilis[8]), bei Oedogonium und Bulbochaete[9]); und der vielen Löcher auf den Oogonien der Saprolegnia prolifera[10]). — Diese zahlreichen übereinstimmenden Fälle machen es wahrscheinlich, dass der Contact jener Flüssigkeit, die aus dem protoplasmatischen Inhalt einer Zelle stammt, auf die Membran der Zelle erweichend und auflösend wirke. Eine derartige Wirkung eines Protoplasma ist unzweifelhaft bei dem Eindringen der Schwärmsporen des Rhizidium confervae glomeratae in das Innere lebendiger Zellen der Cladophora glomerata. Die kugeligen, primordialen Schwärmsporen setzten sich an der Aussenfläche von Zellen der Nährpflanze fest. 1½—2 Stunden nachher wird unter der Anheftungsstelle der Spore im Innern der Confervenzelle ein Tropfen von Protoplasma sichtbar, dem ähnlich, aus welchem die Schwärmspore besteht. Die ausserhalb der Membran anhaftende Schwärmspore nimmt an Grösse ab, die innerhalb der Cladophoramembran befindliche Protoplasmamasse an Grösse zu; das eine charakteristisch gestaltete Inhaltskörperchen (Körnchen), welches jede Schwärmspore enthält, tritt aus jener in diese über: kein Zweifel, dass die nackte, protoplasmatische Substanz der Schwärmspore in das Innere der Zelle durch einen engen, die Zellwand durchbohrenden Kanal einwandert, welcher der starken Krümmung der dicken Zellmembran wegen indess nicht mikroskopisch erkannt werden konnte[11]). Dabei bleibt keine leere Zellhaut der Rhizidiumspore an der Cladophorazelle: es ist eine hüllenlose Protoplasmamasse, deren Berührung die Zellmembran der Conferve durchlöchert. Ganz ähnlich sind die Vorgänge beim Eintritt der Schwärmer von Monas parasitica in vegetirende Spirogyrazellen, nur dass hier der Zusammenhang des eingedrungenen Theiles mit dem noch ausserhalb der Zelle befindlichen deutlich erkannt werden kann[12]). Die Schwärmsporen des Synchytrium Taraxaci durchbohren die Aussenwand der Epidermiszellen junger Blätter des Taraxacum officinale in ähnlicher Weise und treten vollständig in deren Innenräume, ohne auf der Aussenfläche eine Spur einer entleerten Zellhaut zurück zu lassen; auch sie sind hüllenlose Protoplasmamassen[13]). — Trifft das Ende einer in lebhaftem Spitzenwachsthum begriffenen Zelle auf eine Zellhaut, so wird dadurch häufig eine örtliche, auf die Berührungsstelle beschränkte Ver-

1) Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 404.
2) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér. 14, p. 224. 3) De Bary in Ann. sc. nat. 4. S. 20, p. 40.
4) Caspary in Flora 1858, p. 380. 5) Hildebrand in Bot. Zeit. 1861, p. 82.
6) De Bary in Pringsh. Jahrb. 2, p. 182. 7) De Bary in Ann. sc. nat. 4. S. 20, p. 37.
8) Pringsheim, Monatsbericht Berl. Akad. 1855, März.
9) Derselbe in dessen Jahrb. 1, p. 29.
10) Derselbe in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 421, Jahrb. 1, p. 291.
11) Cienkowski in Bot. Zeit. 1857, p. 235. 12) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 1, p. 372.
13) De Bary und Woronin in Berichten naturf. Ges. Freiburg. Bd. 3, H. 2, p. 14.

flüssigung und Durchbohrung der getroffenen Membran hervorgerufen. — Die aus den keimenden Sporen der Peronosporeen, Ustilagineen und Uredineen durch Spitzenwachsthum der innern Zellmembran sich entwickelnden Keimschläuche durchbrechen die Membranen von Epidermiszellen der specifischen Nährpflanzen und dringen so in deren innere Gewebe[1]). — Die in Intercellularräumen verlaufenden fädlichen vegetativen Zellen der Peronosporeen treiben kurze seitliche Ausstülpungen, welche die Wände der angränzenden Zellen durchbohren, eine kurze Strecke weit in deren Innenraum dringen, und an den Enden kugelige Anschwellungen, die sogen. Haustorien bilden[2]). — Die Membransubstanz dickwandiger Zellen todter Gewebe höher organisirter Pflanzen wird häufig von Pilzfäden nach den verschiedensten Richtungen durchsetzt. In Holz- und Bastzellen wachsen solche Fäden oft auf weite Strecken hin im Innern der Wand, deren Flächen parallel in tangentalschiefer Richtung, innerhalb der Streifen geringster Dichtigkeit der Wandsubstanz verlaufend und von hier aus stellenweise bald mehr, bald weniger von dieser Substanz verbrauchend, so dass durch die Pilzvegetation innerhalb der Zellwände schräge Reihen von langgezogenen Hohlräumen gebildet werden, welche vermittelst enger Verbindungskanäle communiciren[3]). — Auch bei Gewächsen sehr zusammengesetzten Baues zeigen gewisse Zellen ähnliche Eigenschaften. Wenn Cuscuta major C. Bauh. Stängel von Impatiens Balsamina umschlingt, so dringen die Adventivwurzeln des Parasiten, welche an den Umschlingungsstellen reihenweise entstehen, zunächst nur zu geringer Tiefe in das Rindengewebe der Nährpflanze. Dann verlängern sich die Aussenwände der oberflächlichen Zellen der Enden dieser Wurzeln zu Wurzelhaaren, welche die Wände von Parenchymzellen der Nährpflanze durchbrechen, in deren Gewebe weithin strahlend von Zelle zu Zelle sich verbreiten, ohne dass Lagerung des Zelleninhalts, Färbung des Chlorophylls der so durchbohrten Zellen der Nährpflanze eine merkliche Beeinträchtigung erleiden. — Keimbläschen von Phanerogamen mit durch wiederholter Zweitheilung des ganzen Embryosackraumes sich bildenden Endosperm, welche zu sehr langen Vorkeimen sich strecken, verhalten sich ebenso gegen Endospermzellen, auf welche sie während ihres Wachsthums treffen. Liegt dem cylindrischen Schlauche, zu welchem das befruchtete Keimbläschen auswächst, eine scheibenförmige, den Embryosack quer durchsetzende Zelle des Endosperms vor, so wächst jener Schlauch quer durch diese hindurch, ganz wie ein Wurzelhaar von Cuscuta durch eine Parenchymzelle von Impatiens. So z. B. sehr anschaulich bei Monotropa Hypopitys[4]) und bei den Campanulaceen[5]).

Die Verflüssigung der Zellwände ganzer Gewebsmassen ist ein im Gebiete der Fructification weit verbreiteter Vorgang. Auf ihm beruht die Verdrängung der inneren Schichten aus radial gestreckten Zellen der Antherenwände der Phanerogamen durch den Pollen, die Verdrängung des übrigen Inhalts der Makrosporangien der Gefässkryptogamen mit zweierlei Sporen durch die Makrosporen; die eines Theiles oder des ganzen Zellgewebes des Eykerns der Phanerogamen durch den

1) De Bary in Ann. sc. nat. 4. Sér. Bot. 20, p. 5; Tf. 1—13. — Ein besonders bequemes Demonstrationsobject sind die auf Haaren des Blattrandes von Sempervivum keimenden Sporen des Endophyllum Sempervivi Lev.; vgl. a. a. O., Tf. 12, f. 2, 3.

2) Vgl. de Bary a. a. O., Tf. 1, f. 10; Tf. 2, f. 21.

3) Schacht in Pringsh. Jahrb. 3, p. 442. — Dass Schacht auch die ähnlich gestalteten Unterbrechungen der Wandverdickung in den Bastzellen von Caryota und anderer Palmen auf die Zerstörung durch Pilze zurückführen will, halte ich aus den S. 177 bereits angeführten Gründen für nicht gerechtfertigt. Es besteht übrigens auch ein beträchtlicher äusserer Unterschied des Aussehens zwischen einer von Pilzfäden durchfressenen Bastzelle von Dracaena Draco, deren Höhlungen der Wand von unregelmässigster Gestalt sind, und den Bastzellen von Caryota urens mit regelmässig polyedrischen Hohlräumen, innerhalb deren freilich auch Pilzfäden kriechen können.

4) Hofmeister, Entst. d. Embryo, Tf. 12, f. 11—15.

5) Derselbe, Abh. Sächs. G. d. W. 6, Tf. 26.

Embryosack. — Auch bei Differenzirung der verschiedenen Gewebe der Fruchtkörper von Fleischpilzen spielt die Verflüssigung der Zellwände umfangreicher, durch zwei annähernd parallele und concentrische Ebenen begränzter Parthieen des bis dahin zusammenhängenden Filzgewebes eine hervortretende Rolle. Der Hut der Amaniten, der Hut und dessen Stiel bei Phallus z. B. sondern sich von der umhüllenden Volva, indem eine beide trennende Schicht des zuvor gleichartigen Gewebes zu Gallerte erweicht, die endlich grösstentheils von Regen weggewaschen wird. — Die inneren Membranschichten der Endospermzellen von Samen mit sehr dickwandigem Endosperm werden während der Keimung des Embryo allmälig, von den Berührungsflächen der Gewebe aus fortschreitend verflüssigt und ihre Substanz zum Wachsthum der Keimpflanze verwendet. So z. B. bei Phoenix dactylifera und anderen Palmen, bei den Liliaceen[1]. — Die völlige Ausfüllung einer Pflanzenzelle mit Gummi oder einem nahe verwandten Stoffe führt ebenfalls häufig zur Auflösung ihrer Membran.

Die Gummigänge im Parenchym von Stämmen, Blättern und Wurzeln der Marattiaceen sind ursprünglich Reihen über einander stehender grösserer Zellen, welche, nachdem sie mit Gummi sich füllten, durch Verflüssigung der trennenden Wände verschmelzen[2]. Den gleichen Entwickelungsgang zeigen die Gummigänge von Cycas revoluta. Auch die Entwickelung des Kirschgummi scheint unter den nämlichen Gesichtspunkt zu fallen. Die gummiähnliche Substanz tritt vielfach zuerst als Zelleninhalt auf. So namentlich in noch dünnwandigen Zellen jungen Holzparenchyms, das vor Kurzem erst durch die Thätigkeit des Cambium gebildet wurde. Wahrscheinlich erfolgt die Anlegung aller gummihaltigen Hohlräume des Gewebes durch die Verflüssigung der Membranen der Zellen solcher Gruppen. Ist einmal eine grössere Anhäufung von Gummi in einer Höhlung des Holzes oder der Rinde gebildet, so greift die Umsetzung der Membranen der benachbarten Gewebe zu Gummi von da aus rasch um sich; die structurlose halbflüssige Gummisubstanz wirkt sichtlich als ein Lösungsmittel auf die Häute der angränzenden Zellen (S. 215). Muthmaasslich verhält es sich ebenso mit der Bildung des Mimosengummi. Die Auffindung theilweise desorganisirter, in Gummi übergehender Gewebsparthieen in den Rinden von Acacien[3] beweist noch nicht die alleinige Entstehung des Gummi aus der Substanz von Zellwänden. Auch bei Bildung der Caudiculae und Retinaculae der Ophrydeen tritt ein viscinartiger Körper zunächst in Form zahlreicher kugeliger Tropfen im Innern der Zellen desjenigen Gewebes auf, das weiterhin zur Caudicula oder zum Retinaculum sich umwandelt. Bei weiterer Entwickelung geht der zellige Bau dieser Gewebegruppen völlig verloren. An ihrer Stelle finden sich structurlose Massen aus elastischer, kautschukähnlicher Substanz[4]. Auch im Fruchtfleische der Mistel folgt auf die Füllung der Zellen mit Viscintropfen eine theilweise Auflösung der Zellwände[5]. Gewiss, dass in allen diesen Fällen die Substanz der aufgelösten Zellwände, theilweis wenigstens, in die des Gummis oder des Viscins übergeht. Aber es ist ein nicht zutreffender Ausdruck, dass Gummi oder ein ähnlicher Stoff durch Desorganisation von Zellmembranen e n t s t e h e, dass Gummi durch Umwandlung der Zellwände erzeugt werde, wie Karsten[6] und Wigand[7] wollen. In allen Fällen des Vorkommens von Gummi u. s. w. in durch Zerstörung von Zellgewebe entstandenen Räumen, welche die Beobachtung der Entwickelungsgeschichte gestatten, treten jene Stoffe zuerst als Inhalt von Zellen auf, und nach ihrem Auftreten erst beginnt die Verflüssigung der Wände sie einschliessender Zellen. Der Vorgang ist somit etwas verschieden von der Umbildung der Zellstoffhaut zu Gallerte, wie sie in Oberhautzellen von Samen und Perikarpien, oder in Mark und Markstrahlen der Traganth liefernden Astragalen stattfindet.

1) Sachs in Bot. Zeit. 1862, p. 241. 2) Karsten, Vegetationsorg. der Palmen, p. 133.
3) Wigand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 144.
4) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 2, p. 302; Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W., 7, p. 652.
5) Schleiden a. a. O. 1, p. 194. 6) Bot. Zeit. 1857, p. 313. 7) Pringsh. Jahrb. 3, p. 115.

Vielfältig kommt auf späteren Entwickelungsstufen von Zellen die Verflüssigung der äussersten Schicht einer Zellhaut vor, welche zuvor in ihrer ganzen Masse fest und unlöslich war. Auf diesem Vorgang beruht, unmittelbar oder mittelbar, alle Vereinzelung von Zellen, die zuvor mit anderen im parenchymatischem Verbande standen. So die Trennung der einzelnen vegetativen Zellen von einzelligen Algen, z. B. von Conjugaten in allen den Typen, die dabei auftreten. Bei den grosseren Diatomeen in der Weise, dass das durch Contraction der Hälften des protoplasmatischen Inhalts zu Tochterzellen entleerte Mittelstück der Mutterzellenmembran (S. 99) relativ spät aufgelost wird. Bei den Desmidieen durch Verflüssigung der Mittellamelle der gemeinsamen Scheidewand, welche bei der Theilung der Mutterzelle in deren Aequator sich bildete; eine Verflüssigung, die bei den einzeln lebenden Formen, wie Micrasterias, Cosmarium, Closterium sehr früh und regelmässig eintritt bei den zu Fäden vereinigten, wie Desmidium, Didymoprium, Hyalotheca nur spät und gelegentlich (normal nur beim Herannahen der Copulation); im letzteren Falle sehr deutlich von der theilweisen oder vollständigen Auflösung der zu Gallerte gequollenen äussersten Schicht der Membran (S. 217) begleitet. Bei dem als pathologischer Vorgang eintretenden Zerfallen der Zygnemaceenfäden in die einzelnen Zellen endlich entweder nach gesteigertem Flächenwachsthum der beiden Hälften der gemeinsamen Querwände, welches zur Spaltung dieser Wände in zwei Lamellen und zur kreisfaltenförmigen Einstülpung jeder solchen Lamelle in den Zellraum führt[1]), durch Verflüssigung der freien Seitenwände bis an die Gränze der Trennung der Querwände, oder durch Auflösung zweier kappenförmig eine kurze Strecke auf die freien Seitenwände übergreifenden Lamellen der Querwände, welche jederseits der nicht sich verflüssigenden Mittellamelle angränzen (S. 190).

d. Permeabilität der Zellmembran.

Wie alle imbibitionsfähigen Körper überhaupt, lassen auch die Häute der Pflanzenzellen dieselben Flüssigkeiten, welche sie zu imbibiren vermögen, durch sich hindurchtreten, wenn auf die Flüssigkeit eine pressende oder anziehende Kraft wirkt. Die Imbibitionsfähigkeit der Membran bedingt ihre Durchlässigkeit; die Zellhaut ist permeabel, weil und insofern sie imbibitionsfähig ist. Flüssigkeiten, welche leicht imbibirt werden, filtriren und diosmiren rasch (z. B. Wasser, ätherische Oele); Flüssigkeiten zu denen die Membransubstanz mindere Affinität hat, weit schwieriger (z. B. concentrirtere Lösungen von Gummi, Eyweiss); — solche Flüssigkeiten, welche die Membran nicht imbibirt, können durch unverletzte Zellhäute nicht hindurchgepresst werden (z. B. Quecksilber).

Möge die Form der festen, für Wasser undurchdringlichen Theilchen der Membran (S. 229) sein, welche sie wolle, so werden die zwischen die festen Membranpartikel gelagerten Wasserschichten da, wo drei oder mehrere der Wasserhüllen einander berühren, dicker sein als da, wo nur zwei derselben zusammenstossen. Es werden hier zwischen den festen Partikeln Flüssigkeitssäulchen verlaufen, welche, weil von den Aussenflächen jener festen Theilchen relativ ferner, in minderem Grade von der Massenanziehung derselben getroffen werden, als die Flüssigkeit zweier unmittelbar an einander gränzender Wasserhüllen. Jene Flüssigkeitssäulen bilden im Grossen und Ganzen nothwendig ein durch die Dicke und Fläche der Membran verzweigtes zusammenhängendes Maschenwerk; ein endloses Netz. Wird nun die eine Fläche der Membran, welche von einer Flüssigkeit vollständig imbibirt ist, von einer Masse der nämlichen Flüssigkeit berührt, die sich unter einem allmälig steigenden Drucke befindet, so wird nach Erreichung eines bestimmten Maasses dieses auf die Imbibitionsflüssigkeit der Membran sich übertragenden Druckes derselbe die Anziehung der festen Membranpartikel zu der Flüssigkeit überwiegen: zunächst selbstredend an den Stellen geringster Anziehung zwischen den beiden Körpern, also in jenen Flüssigkeitssäulen, in jenem System verzweigter Räume, die den Commis-

1) Schleiden in Wiegmann's Archiv 5, 1839, 1, p. 286; verm. Schr., p. 79.

suren von mehr als zwei Wasserbüllen entsprechen. Die Flüssigkeit dieser Säulen setzt sich in Bewegung. Neue Flüssigkeit tritt aus der unter Druck befindlichen Flüssigkeitsmenge als Ersatz für die in Bewegung gerathene zwischen die festen Theilchen der Membran ein. Im Endresultat rückt die bewegte Imbibitionsflüssigkeit nach der von der pressenden Flüssigkeit nicht benetzten Membranfläche hin. Aus dieser Membranfläche tritt die Flüssigkeit schliesslich aus: sie filtrirt durch die Membran. Die Schnelligkeit dieser Bewegung, mit anderen Worten die Menge der in der Zeiteinheit durch die gleiche Membranfläche filtrirenden Flüssigkeit einer und derselben Art wächst mit dem Drucke, unter welchem die filtrirende Flüssigkeit steht. Steigt dieser, so ist es eine Flüssigkeitssäule grösseren Querschnitts, innerhalb deren er die Anziehungskraft der festen Theilchen auf die Imbibitionsflüssigkeit überwiegt. Bei gleich bleibendem Drucke wird jene Schnelligkeit wesentlich bedingt von der Beweglichkeit der Flüssigkeitstheilchen. Nimmt die Cohäsion der Flüssigkeitstheilchen zu, wird die Viscosität der Flüssigkeit grösser, so verlangsamt sich die Filtration und umgekehrt. Wasser filtrirt bei niederer Temperatur langsamer als bei höherer.

Wird eine trockene oder nicht mit Wasser gesättigte Membran mit der wässerigen, neutralen oder nur sehr schwach sauern oder basischen Lösung einer Substanz in Berührung gebracht, auf welche die festen Theilchen der Membran mindere Anziehung üben, als auf Wasser (z. B. mit der Lösung von Zucker, Gummi, schwefelsaurem Kali, kohlensaurem Ammoniak), so entzieht die Membran der Lösung einen Theil ihres Wassers. Die Lösung wird concentrirter, während die Membran mit einer Lösung geringerer Concentration sich tränkt. — Geräth eine derartige Flüssigkeit, welche einseitig der imbibirten Membran angränzt, unter Druck, so ist die aus der anderen Fläche der Membran zunächst ausgetriebene Imbibitionsflüssigkeit von geringerer Concentration, als die pressende und filtrirende Flüssigkeit. Indem die Pressung der filtrirenden Lösung der Imbibitionsflüssigkeit in den weitesten Interstitien der festen Theilchen zunächst innerhalb einer äusserst dünnen, ihr unmittelbar angränzenden Schicht der Membran in Bewegung setzt, macht sie dieselbe für ein äusserst kleines Zelltheilchen ärmer an Imbibitionsflüssigkeit. Die Membran bestrebt sich, neue Flüssigkeit zu imbibiren. Dies geschieht in ähnlicher Weise, wie zu Beginn der Imbibition: sie entzieht der angränzenden Lösung eine relativ wasserreichere Flüssigkeit. Das Gleiche wiederholt sich stetig in den weiter nach Aussen gelegenen Schichten der Membran, und so bleibt fort und fort das Filtrat von geringerer Concentration, als die filtrirende Flüssigkeit[1]). Unter übrigens gleichen Verhältnissen ist die Differenz der Concentration der filtrirenden Lösung und des Filtrats grösser bei geringerer Concentration der ersteren, sowie bei geringerem Drucke, bei höherer Temperatur[2]).

Ist die Membran an ihren beiden Flächen von verschiedenen, unter sich mischbaren Flüssigkeiten begränzt, deren eine oder die beide von der Membran imbibirt werden können, so erfolgt eine Mengung der Flüssigkeiten mittelst Diffusion einer oder beider derselben durch die Membran hindurch. Die Mengung geschieht vielfach schon innerhalb der weitesten Stellen der Interstitien der festen Theilchen, dafern die Anziehungskraft der Flüssigkeiten zu einander die Massenattraction der festen Partikel auf die ihnen fernsten Theilchen der Flüssigkeitshüllen überwiegt — welche Hüllen selbst verständlich zunächst rein aus derjenigen der beiderlei Flüssigkeiten sich bilden, zwischen welcher und den festen Partikeln der Membran die stärkere Anziehung besteht. Die zweite Flüssigkeit nimmt, ihre Mengbarkeit in jedem Verhältnisse mit der ersten vorausgesetzt, an der Bildung der Hüllen nur dann Theil, wenn auch sie von der Membran ohne Zerlegung imbibirt wird, und auch dann nur in zweiter Reihe. Indem die festen Partikel die stärker angezogene Flüssigkeit rascher an sich reissen, umhüllen sie sich zunächst mit dieser, weiterhin erst mit der anderen. Jede Hülle besteht dann aus einer Aufeinanderfolge von Flüssigkeitsschichten, die dicht an dem festen Substanzkern rein aus der stärkst an-

1) Von Wilib. Schmidt für thierische Membranen festgestellt: Poggend. Ann. 99, p. 37; von mir auch für vegetabilische Zellhäute ermittelt: Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 138.

2) Wilib. Schmidt, Poggend. Ann. 104, p. 358.

gezogenen Flüssigkeit gebildet sind, und von diesen je ferner eine um so beträchtlichere Beimengung der zweiten Flüssigkeit enthalten. An den Gränzflächen der Membran mit einer der beiden Flüssigkeiten stehen die aus beiden Flüssigkeiten gemengten äussersten Schichten der Hüllen mit einer der reinen Flüssigkeiten in directer Berührung. Die Anziehung beider Flüssigkeiten zu einander ist grösser, als die in den weitesten Interstitien der festen Membranpartikel zwischen diesen und einer der Imbibitionsflüssigkeiten bestehende. Somit diffundirt aus den äussersten Hüllen ein Theil der ersten Flüssigkeit in die zweite, deren ganze Masse ihr angränzt. Ein Gemengtheil der Hülle geht verloren; für ihn tritt ein Theil der zweiten Flüssigkeit in die Hülle ein. Es entsteht eine Differenz zwischen der Zusammensetzung der äussersten Flüssigkeitshülle, und der von Innen zunächst ihr angränzenden. Die Differenz gleicht zum Theil sich aus durch Uebertritt eines Theils der ersten Flüssigkeit von der nächstinneren zu der äusseren Hülle. Dadurch pflanzt die Differenz sich fort, und zwar stetig, nach allen Richtungen. Die Flüssigkeitshüllen ergänzen den Verlust, den sie durch Abgabe der einen oder anderen Imbibitionsflüssigkeit an andere Hüllen, oder an die angränzende Flüssigkeitsmasse verlieren, in letzter Instanz aus der entgegengesetzten Flüssigkeitsmasse. Mit anderen Worten: die Membran wird von diosmotischen Strömen durchzogen, die beiderlei Flüssigkeiten diffundiren durch dieselbe; diejenige, welche von der Membran leichter imbibirt wird, rascher und in grösserer Menge. Wenn z. B. eine mit Wasser durchtränkte Membran reines Wasser und eine Zuckerlösung scheidet, so sind die festen Membranpartikel zunächst von Wasserhüllen umgeben. Die Zuckerlösung ist bestrebt, einen Theil dieses Wassers an sich zu reissen; das Wasser strebt, Zuckertheilchen in sich aufzunehmen. Beides gelingt am Ersten an den Orten grösster Distanz zwischen den festen Partikeln der ihr zunächst angränzenden Membranschicht. Hier wird eine (zunächst äusserst niedere) Säule aus Zuckerlösung zwischen die Umhüllungen aus Imbibitionswasser eingeschoben, die in ihrer Achse nur wenig hinter der Concentration der ausserhalb der Membran befindlichen Lösung zurücksteht, nach den Partikeln fester Substanz hin aber von einer Aufeinanderfolge von Schichten rasch abnehmender Concentration umhüllt ist, mit deren letzter sie an das reine Wasser der Hüllen gränzt. Solche Säulen aus Zuckerlösung verbreiten sich durch die weitesten Interstitien der festen Partikel bis zur anderen Fläche der Membran hin, mit dem diese benetzenden Wasser an ihren Endflächen in unmittelbare Berührung tretend. Diesen Ausmündungsstellen der von Zuckerlösung erfüllten verzweigten Kanäle der Membran entzieht das freie Wasser einen Theil ihres Inhalts, einen Theil seiner eigenen Masse dafür hergebend. — Auch innerhalb der die Membran durchziehenden Kanäle erfolgt Substanzaustausch an den Gränzen der beiderlei Flüssigkeiten, der Wandschicht aus Wasser, der axilen Säule aus Zuckerlösung, sobald eine Störung des momentan vorhandenen Gleichgewichts zwischen der Anziehung der festen Wandsubstanz zum Wasser einerseits, der Zuckerlösung zum Wasser andererseits eintritt. Solche Störungen aber müssen sich stetig, in jedem kleinsten Zeitabschnitte wiederholen, da die Wandpartikel bestrebt sind, die verminderte Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen wieder herzustellen, und da das Material zu dieser Ergänzung in dem die eine Fläche der Membran berührenden Wasser in reichlichster Menge ihnen dargeboten ist. So entsteht ein den Wänden der Kanäle entlang sich bewegender Strom von Wasser, der von der freien Wassermasse gegen die Zuckerlösung gerichtet ist; und ein axiler Strom von Zuckerlösung, der in der entgegengesetzten Richtung sich bewegt. Letzterer ist nothwendig von geringerer Mächtigkeit, als der erstere. Es tritt erheblich mehr Wasser zur Zuckerlösung, als umgekehrt. Die Zuckerlösung nimmt an Volumen zu bis zur Erreichung vollkommener Ausgleichung der Zusammensetzung der Flüssigkeiten auf beiden Seiten der Membran. Befindet die Zuckerlösung sich in einem geschlossenen Raume, so geräth sie in endosmotische Spannung. Der Ausgleich des Gehalts der inner- und ausserhalb der Membran befindlichen Flüssigkeiten an Zucker wird dann beschleunigt durch die Filtration eines Theils der eingeschlossenen Lösung, welche in Folge jener Spannung eintritt. — Ist die Anziehung zwischen der einen Flüssigkeit und der Membransubstanz sehr gering oder gar Null, so geht die Diffusionsströmung lediglich von der leicht zu imbibirenden zu der anderen, und ist von keiner umgekehrten begleitet. Wenn eine Kautschukmembran Wasser und Alkohol scheidet, so tritt

nur Alkohol zu dem Wasser; das Wasser aber welches den Kautschuk nicht zu benetzen und tränken vermag, tritt nicht zum Alkohol über. Wird Lösung von Hühnereyweiss oder von arabischem Gummi durch eine vegetabilische Membran (Schnitte aus dem Marke von Aralia papyrifera, sogen. Reispapier) von reinem Wasser geschieden, so geht nur Wasser zum Gummi oder Eyweiss über, kein Eyweiss oder Gummi zum Wasser, dafern während der Diffusion der hydrostatische Druck der einen Flüssigkeit auf die andere durch Regulirung des Niveaus beider ausgeschlossen wird [1]).

Filtration und Diffusion wasserhaltiger Flüssigkeiten vollziehen sich um so schneller, je grösser die Anziehung zwischen Flüssigkeit und Membran ist. Die Membran ist um so permeabler, je mehr Imbibitionsflüssigkeit sie enthält. Lösungen indifferenter organischer Substanzen, wie Gummi, Zucker, Eywelss, entziehen einer völlig mit Wasser durchtränkten Membran einen Theil ihres Imbibitionswassers. Dadurch werden die von Flüssigkeit erfüllten Interstitien der festen Membrantheilchen verkleinert, die Durchlässigkeit verringert. Alle diese Substanzen filtriren schwieriger, als Wasser. Die Fähigkeit zur Imbibition von Wasser, welche lebende Zellhäute besitzen, sinkt sehr bedeutend, wenn dieselben ausgetrocknet werden. Mit dieser Verringerung der Capacität für Wasser ist eine sehr beträchtliche Abnahme der Permeabilität verknüpft. Aus den im Herbst blossgelegten vertrockneten Schnittflächen von Aststümpfen der Rebstöcke tritt im nächsten Frühling selbst dann kein Saft, wenn der Holzkörper der Pflanze von Flüssigkeit strotzt, die unter einem Drucke von mehr als einer Atmosphäre steht. — Ein Stück eines 4jährigen Kiefernastes, 43 Mill. lang, von 11,5 Mill. Durchmesser, liess bei constantem Drucke einer Wassersäule von 330 Mill. in jeder Stunde 10,6 Cub. CM. Wasser durchfiltriren. Die Durchlässigkeit desselben Aststücks nahm nur wenig ab, nachdem dasselbe 15 Minuten lang gekocht worden war. Auch dann noch filtrirten pr. Stunde 8,6 Cub. CM. Nachdem das Holzstück 4 Monate gelegen hatte und ausgetrocknet war, wurde sämmtliche Luft in dessen Innerem durch anhaltendes Kochen ausgetrieben. Jetzt filtrirten, unter übrigens den früheren ganz gleichen Umständen, pr. Stunde nur noch 1,6 Cub. CM. Wasser [2]).

Die Permeabilität verschiedenartiger pflanzlicher Membranen, insbesondere diejenige verschiedener Zellwände des nämlichen Individuum, ist höchst ungleich. Es ist ein weit verbreitetes Vorkommen, dass Zellen mit sehr verschiedenartigem, mischbaren und der Imbibition durch Zellhäute fähigem flüssigen Inhalte in lebenden Pflanzen unmittelbar an einander gränzen.

So ist der Inhalt der grossen Zellen von Urticaceen und Acanthaceen, welche Cystolithen enthalten (S. 180), nothwendig neutral oder schwach alkalisch, da diese Flüssigkeit Krystalldrusen von kohlensaurem Kalke angränzt, ohne dieses Salz zu zersetzen. Die Inhaltsflüssigkeit der benachbarten chlorophyllhaltigen Zellen reagirt dagegen deutlich sauer [3]). Sie löset (bei Ficus elastica) den kohlensauren Kalk theilweise oder gänzlich, wenn sie, an Durchschnitten durch die Blätter auf dem Objectträger diffundirend, an die Cystolithen tritt. — Die bläschenförmigen Haare des Mesembryanthemum crystallinum enthalten einfach kohlensaures Kali in Lösung; das Parenchym des Stängels und der Blätter ist von saurer Flüssigkeit durchtränkt und erfullt [4]). — Die Leitzellen der Gefässbündel enthalten alkalische Flüssigkeit, deutlich nachweisbar in allen Fällen, wo der Querschnitt der Gruppen von Leitzellen gross genug ist, um beim Abdruck eines Pflanzendurchschnitts auf geröthetes Lackmuspapier ein erkennbar grosses Bild zu geben (z. B. beim Kürbis in Stängel, Blatt und Frucht); der Saft des umgebenden Parenchyms reagirt sauer [5]).

Quantitative Bestimmungen dieser Unterschiede der Permeabilität liegen bis jetzt nicht vor. — Die eine Thatsache mag hier erwähnt werden, dass eine sehr dünne, aus nur 4—5 Zellen-

1) Hofmeister a. a. O., p. 157. 2) Derselbe, Flora 1862, p. 138.
3) Payen mém. s. la comp. d. vég. 82. 4) Derselbe a. a. O., p. 101.
5) Sachs in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 24.

lagen bestehende Korkschicht (Stück der Schale einer dünnschaligen jungen Kartoffelknolle) zu einer concentrirten Lösung von Zucker oder Gummi kein Wasser treten lässt; und dass bei einem Drucke von 300 Mill. Quecksilber kein Wasser durch sie filtrirt.

Der endosmotisch wirksame Inhalt von Hohlräumen mit permeablen Wänden (Zellen) lebender Pflanzen wird durch Flüssigkeitsaufnahme nothwendig in Spannung versetzt — eine Spannung, deren Höhe durch das Verhältniss der Durchlässigkeit der Membranen für Filtrationsströme zu derjenigen für eintretende Diffusionsströme bedingt wird. — Die directe Messung dieser Spannung stösst auf zur Zeit unübersteigliche Schwierigkeiten. Die Anwendung lebender einfacher Zellmembranen zu endosmometrischen Bestimmungen ist kaum ausführbar, der Kleinheit der Zellen halber. Die Verwendung von dünnen Durchschnitten lebender Gewebe aus fest an einander geschlossenen Zellen ist unthunlich, der geringen Cohäsion solcher Platten aus Zellgewebe unter einander wegen. Nach Erreichung einer mässigen Druckhöhe tritt Zerreissung ein (so z. B. an Platten, die längs aus Runkelrüben geschnitten sind). Auch todte Flächen pflanzlichen Zellgewebes (Reispapier z. B.) werden bald löcherig, wenn sie irgend höherem Drucke ausgesetzt und so mechanisch gedehnt werden. Vieles aber spricht dafür, dass unter Umständen, trotz geringer Concentration der Inhaltsflüssigkeit von Zellen, jene Spannung eine bedeutende Höhe erreichen kann (vgl. § 32[1]).

Dass Gase durch pflanzliche Zellmembranen diffundiren, welche Flüssigkeiten imbibirt haben, in denen diese Gase löslich sind, ist selbstredend. Wie sich Gase zu völlig trockenen vegetabilischen Zellmembranen verhalten, ist noch nicht experimentell festgestellt; für die Pflanzenphysiologie auch nicht von praktischer Bedeutung, da alle lebendigen Zellhäute Imbibitionswasser enthalten.

§ 30.

Chemische Constitution pflanzlicher Zellhäute.

Die Zusammensetzung der neu gebildeten, erhärteten Zellhaut unterscheidet sich von derjenigen der protoplasmatischen Substanz der Primordialzelle, an deren Aussenfläche die Membran entsteht, in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle durch die Abwesenheit von Stickstoffverbindungen. Im Gegensatze zu dem stets eyweissartige Stoffe enthaltenden Protoplasma besteht die junge Zellhaut aus einem stickstofffreien Körper. — Die Beobachtung hat gezeigt, dass jugendliche vegetabilische Membranen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, den letzteren beiden Elementen in den nämlichen Verhältnissen, wie sie bei der Entstehung von Wasser zusammentreten, gebildet sind; dass die Substanz der jugendlichen Zellwände aus einem sogenannten Kohlenhydrate besteht. Diese Substanz führt den Namen der Cellulose. Ihre Zusammensetzung lässt sich durch die Formel $C_6H_{10}O_5$ ausdrücken. Sie ist isomer dem Amylum, Inulin, Gummi, Dextrin; charakterisirt durch ihre Unlöslichkeit in kaltem wie siedendem Wasser.

---

1) Es liegt nicht im Plane dieses Buches, die weitläufige Literatur der Diffusionsvorgänge hier zu erörtern. Ich verweise auf die gedrängte Darstellung in Fick's medic. Physik, p. 19 ff.

Diese Thatsache ist festgestellt durch Untersuchungen Payen's, welche seit 1834[1]) erschienen sind. Bestätigt wurden sie durch Fromberg und Baumhauer[2]) u. v. A. Payen erhielt diese Resultate aus der Analyse jugendlicher Pflanzentheile, welche abwechselnd wiederholt mit sehr verdünnter Salzsäure, mit reinem Wasser, und mit Ammoniak, darauf mit Alkohol und Aether gewaschen, endlich bei 100° C. im luftleeren Raume getrocknet wurden. Er untersuchte unbefruchtete Eychen von Amygdalus communis, Pyrus Malus, Helianthus annuus, das Fruchtmark von Cucumis sativa, Mark 1—2 Monate alter Sprossen von Sambucus nigra, Baumwollenhaare, Samenhaare von Populus virginiana, Wurzelspitzen verschiedener Holzpflanzen, Mark der Aralia papyrifera (Reispapier, von welchem man zu jener Zeit irrthümlich glaubte, es stamme von Aeschynomene paludosa her), das Endosperm von Phytelephas macrocarpa. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass jene Waschungsmittel zwar den Zelleninhalt solcher Pflanzentheile entfernen, die Zellmembran aber nicht in merklichem Grade angreifen, aufschwellen oder lösen. Das Ergebniss war bei allen Untersuchungen Payen's und seiner Nachfolger das nämliche: eine Zusammensetzung der Membranen, die der oben angegebenen Formel entspricht[3]). — Es ist noch fraglich, ob die Regel, dass jugendliche vegetabilische Membranen aus Cellulose bestehen, allgemein durchgreifende Geltung hat. Zur Zeit fehlt es z. B. noch an Untersuchungen der chemischen Constitution der äusseren Membranen ganz junger Pollenkörner und Sporen.

Die Cellulose ist ohne Aenderung ihrer Zusammensetzung löslich in Kupferoxydammoniak (frisch gefälltem Kupferoxydhydrat oder kohlensaurem Kupferoxyd in Aetzammoniaklösung[4]). Der Auflösung geht beträchtliches Aufquellen voraus[5]). Durch Wasser, Säuren, Salze wird die gelöste Cellulose niedergeschlagen. Der Niederschlag besteht aus unmessbar kleinen Partikeln[6]).

Das Kupferoxydammoniak zersetzt sich leicht bei der Aufbewahrung, und wirkt nach begonnener Zersetzung nicht mehr lösend auf Cellulose. Um jederzeit eine wirksame Lösung zum Behufe mikroskopischer Demonstration zur Hand zu haben, ist es zweckmässig, Kupferfeilspäne mit Aetzammoniaklösung zu übergiessen und so aufzubewahren.

Geringe Modificationen der chemischen Zusammensetzung, welche durch Eintritt kleiner Mengen andrer Stoffe in chemische Verbindung mit der Cellulose hervorgerufen sind, beeinträchtigen deren Löslichkeit in und deren Imbibition von Kupferoxydammoniak, oder heben beide völlig auf. Werden solche Zellwände in den weiterhin zu schildernden Weise von den fremden Beimischungen zur Cellulose befreit, so sind sie in Kupferoxydammoniak löslich. Bei Anwendung der energischsten dieser Verfahrungsweisen, bei anhaltendem Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, werden pflanzliche Membranen sogar in Ammoniak und in verdünnter Aetzkalilauge, völlig löslich — ob ohne Aenderung der procentigen Zusammensetzung? — Auf die verschiedenen Grade der Löslichkeit von Zellwänden in Kupferoxydammoniak hat Frémy die Unterscheidung einer Anzahl verschiedenartiger Grundstoffe der festen Zellmembran der Pflanzen zu gründen gesucht[7]). Seine Angaben widersprechen zum nicht geringen Theil vollkommen feststehenden Sätzen der Phytotomie und Phytochemie, und die daraus gezogenen Folgerungen erscheinen vielfach nicht stichhaltig[8]).

1) In den Comptes rendus de l'ac. des sc., in den Annales des sc. nat. 2. Sér. 2 ff., in Journ. f. des Mém. prés. à l'ac. fr. par divers savans, 8, p. 163 ff., 9, p. 1 ff. Es ist ein Sonderabdruck aus diesen Abhandlungen im Buchhandel.

2) Scheik. onderzoek. 2, mitgetheilt in Mulder, physiol. Chemie, übers. v. Moleschott, p. 204 ff.

3) Payen, Separatabdr. a. d. mém. p. div. sav. 4, p. 38; Mulder a. a. O., p. 201.

4) Schweitzer in Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zurich, 2, 1857; und in Erdmann's f. Chemie 72, p. 109. 5) Cramer, dieselbe Vierteljahrsschr. 3, p. 1.

6) Derselbe a. a. O., p. 8. 7) Comptes rendus 1859. 24. Januar ff.

8) Vergleiche die von Kabsch an Frémy's Darlegungen geübte Kritik in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 357.

Die chemische Zusammensetzung der Membranen lebender Zellen ist steten langsamen Veränderungen unterworfen. Das Verhältniss der sie constituirenden Grundstoffe zu einander ändert sich; Stoffe, welche bisher in der Substanz der Zellhaut nicht vertretene Elemente enthalten, gehen mit ihr Verbindungen ein. Diese Modificationen der chemischen Zusammensetzung sind begleitet von tief greifenden Aenderungen der physikalischen Eigenschaften derselben. Härte, Festigkeit und Elasticität nehmen vielfach zu; die Permeabilität vermindert sich; an die Stelle der bisherigen Farblosigkeit tritt intensive Färbung in verschiedenen gelben bis schwarzbraunen Tönen; der Widerstand der Membranen gegen Säuren und Alkalien wird hoch gesteigert. Im Einzelnen waltet in diesen Beziehungen grosse Mannichfaltigkeit ob. Aber doch zeigt sich eine weit reichende Uebereinstimmung in der chemischen Constitution auch der ausgebildetsten pflanzlichen Zellmembranen. Die drei Grundstoffe, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff walten in der Zusammensetzung aller pflanzlicher Zellhäute dauernd überwiegend vor. Gegen die Mengen dieser treten die anderer Elemente weit zurück. Die in der Zellwand entstandenen, oder die zu ihrer Substanz hinzugetretenen neuen Körper — die Umwandelungsprodukte eines Theils der Cellulose und Verbindungen dieser mit Cellulosemolekülen, sowie Verbindungen fremder Körper mit Cellulosemolekülen — können durch bestimmte Lösungsmittel aus der Zellhaut entfernt werden, ohne dass deren charakteristische, organische Structur verloren gehet. Die Membran nimmt bei solcher Reinigung an Masse ab (unter Umständen sehr bedeutend, um $^9/_{10}$); ihre Dichtigkeit mindert sich, während ihr Volumen meist anschwillt. Die zurückbleibende feste Substanz zeigt die Zusammensetzung und die physikalischen Eigenschaften — Geschmeidigkeit, Farblosigkeit — der Cellulose.

Bei den Steigerungen des Aufquellungsvermögens von Zellmembranen, vermöge deren die Substanz derselben ganz oder zum Theil in formlose Gallerte oder in eine durch Filtra gehende Lösung sich verwandelt, findet in vielen Fällen keine Aenderung der procentigen Zusammensetzung der Membran statt. So bei dem Aufquellen der Epidermismembranen von Samen und Perikarpien zu Pflanzenschleim; bei der Umbildung von Markzellenwänden der Traganthliefernden Astragalen zu Traganthgummi, bei der Bildung des Kirsch- und des Acaciengummi. Ueber diesen Punkt besteht Uebereinstimmung unter den neueren Chemikern [1]). Ob die von einigen französischen Chemikern angenommene Betheiligung von Pektin, Pektinsäure u. s. w. an der Zusammensetzung der festen Zellwand, ob selbst die empirischen Formeln dieser Körper thatsächlich richtig sind, ist noch controvers.

Unverbrennliche Bestandtheile der Zellmembranen. Sehr jugendliche Zellwände hinterlassen bei Verbrennung keine Asche. Werden zarte Durchschnitte — am zweckmässigsten solche, deren Dicke weniger als den Durchmesser einer Zelle beträgt — von Vegetationspunkten nach sorgfältiger Auswaschung mit verdünnter Essigsäure und mit reinem Wasser — auf einer dünnen Glasplatte und einem Platinblech geglühet, so verbrennen die Zellwände der in raschestem Wachsthum und intensivster Zellvermehrung begriffenen Stellen, ohne einen Rückstand zu hinterlassen. Aber schon die etwas gestreckten, indess bei weitem noch nicht ausgewachsenen Zellen in der Nähe des Vegetationspunktes lassen nach dem Glühen unverbrennliche Substanz zurück, die bei vorsichtiger

1) Vergl. z. B. Rochleder, Phytochemie, p. 349—56; Kekulé, Lehrb. org. Chemie 2, p. 378 ff.

Ausführung der Verbrennung membranartigen Zusammenhang und Formen zeigt, welche denen der Zellmembranen vor dem Verbrennen entsprechen. Ausgewachsene Zellhäute enthalten ausnahmslos feuerfeste Bestandtheile.

Bei dem Glühen sehr dünner Längsdurchschnitte wachsender Wurzelspitzen der Tradescantia virginica, welche wiederholt mit verdünnter Essigsäure und mit destillirtem Wasser endlich mit absolutem Alkohol gewaschen wurden, liessen die Zellen der Wurzelhaube bis auf etwa die drei innersten Zellenlagen derselben, und die Zellen des bleibenden Theils der Wurzel bis auf beiläufig $1/_4$ Mill. Entfernung von dem Vegetationspunkte eine Asche zurück, welche die Formen der Zellen wiedergiebt, und zum Theil in Essigsäure unter Aufbrausen sich löset, zum Theil (auch die von Zellen des Innern der Wurzel) nicht. Das Gewebe des Vegetationspunkts von etwa $1/_{20}$ Quadr. Mill. Umfang aber verbrannte (schwieriger und langsamer als das übrige Gewebe der Wurzel), ohne irgend welchen Rückstand zu lassen. Ebenso das Gewebe des Vegetationspunktes des Stängels von Dianthus caesius oberhalb des jüngsten Blattpaares, nur dass die Aussenwände der Epidermiszellen eine höchst zarte Lamelle von Asche geben. — Auch die Cambiumzellen querdurchschnittener, in voller Vegetation stehender Zweige von Pinus Laricio und Sambucus racemosa hinterlassen keine Asche beim Verbrennen. Das Aschenskelet des Holz- und Rindengewebes ist durch eine Lücke getrennt, welche einer bis zwei Zellenlagen des cambialen Gewebes entspricht.

Die unverbrennlichen Bestandtheile der Zellmembranen sind mit der organischen Substanz derselben innig und fest verbunden. Ein mehrtägiges Liegen in Essigsäure entfernt zwar aus Blättern und Blüthenstielen verschiedener Art, aus Durchschnitten von Cactusstämmen, die in den Zellräumen frei liegenden Krystalle und krystallinischen Concretionen, aber nicht die feuerfesten Stoffe aus den Zellmembranen [1]). — Die peripherischen, oberflächlichen Membranen vielzelliger Pflanzen sind vorzugsweise reich an einer in Kalilauge löslichen [2]) Siliciumverbindung, welcher calciumhaltige Verbindungen in geringerer Menge beigesellt sind; in der Asche der Zellwände des Pflanzeninneren herrscht kohlensaurer Kalk vor [3]). Bei Verbrennung der Zellhäute bilden die unverbrennlichen Bestandtheile derselben membranöse Aggregate, Aschenskelete, deren Form im Allgemeinen derjenigen der vollständigen Zellhäute entspricht, deren Dimensionen aber um so geringer sind, je niedriger der Gehalt der Zellhaut an feuerfester Substanz ist. Die Aschenhäutchen schrumpfen während ihrer Bildung zu grosser (in vielen Fällen äusserster) Dünne und zu $2/_3$ bis $1/_4$ der Flächenausdehnung der Membran zusammen. Wo in der verbrennenden Membran neben einander Silicium-, Calcium-, Kalium- und Natriumverbindungen vorkommen, tritt während der Einäscherung leicht Gefrittung und Schmelzung des Aschenskelets ein. Um dasselbe rein zu erhalten, ist es räthlich, vor der Einäscherung entweder die Siliciumverbindungen, oder die Verbindungen der Alkali- und Erdmetalle zu entfernen. Das Letztere geschieht am zweckmässigsten durch Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, das erstere durch Einwirkung von Fluorwasserstoffgas auf die feuchten Membranen (etwa durch Einbringen derselben in einem Platinlöffel in ein Bleigefäss, in welchem etwas Flussspathpulver und Schwefelsäure sich befinden [4]). — Das Silicium ist in den Wänden von Epidermiszellen oder von Al-

1) Payen a. a. O., p. 150.
2) Der Siliciumgehalt der Epidermis von Equisetum kann durch kochende Kalilauge entfernt werden; Sanio in Linnaea 29, p. 400.
3) Payen a. a. O., p. 149; Wicke in Bot. Zeit. 1861, p. 97.
4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 218.

genzellen (Diatomeen) nicht in besonderen Massen von Kieselsäure abgelagert, sondern es durchdringt gleichmässig die Substanz der Zellhautstellen (Schichten, Streifen, Verdickungen), innerhalb deren es in gegebener Menge vorhanden ist[1]). Wird durch Lösungsmittel, wie Kalilauge, Flusssäure die Siliciumverbindung aus den Zellhäuten entfernt, so geht sichtlich stets ein Theil auch der organischen Substanz verloren. Mit diesem Theile der Wandsubstanz steht offenbar das Silicium zunächst in Verbindung, und der gebildete zusammengesetzte Körper geht weitere Verbindungen mit dem Zellhautstoffe ein. Ob das Silicium direct oder in der Form von Kieselsäure mit der organischen Substanz sich verbindet, ist zur Zeit unbekannt. In der Asche verbrannter Membranen findet es sich selbstverständlich als Kieselsäure; und in der Aetzkalilauge, welche verkieselten Zellmembranen die Siliciumverbindung entzogen hat, als kieselsaures Kali.

Die vorspringenden Erhabenheiten der Aussenflachen von Epidermis- und Spaltöffnungszellen von Equiseten verschwinden nach Kochen in Aetzkali[2]). Sie werden zwar bei Behandlung derselben Objecte mit Flusssäure nicht in bemerkbarer Weise angegriffen[3]); dass aber auch bei Auszichung der Siliciumverbindungen durch Fluorwasserstoff ein Theil der Wandsubstanz gelöst wird, geht aus der Thatsache hervor, dass die Zellhäute von Isthmia enervis Ehrb. bei Behandlung mit Flusssäure häufig offene Stellen an den End- und Seitenflächen erhalten.

Die Aussenflächen sehr siliciumreicher Membranen sind häufig von warzenförmigen Protuberanzen besetzt. An eng umgränzten, dicht aneinander gedrängten Stellen hat ein intensiveres centrifugales Dickenwachsthum der Membranen statt gefunden, als an den übrigen. So auf den Spaltöffnungszellen von Equisetum arvense, pratense und sylvaticum, Epidermiszellen des Stängels der letztern Art[4]); vielen Diatomeen, namentlich den Arten der Gattungen Navicula (in der engsten, durch Smith ihr gegebenen Umgränzung) und Nitzschia[5]). — Aehnliche Protuberanzen entstehen auf den Concretionen aus Siliciumoxydhydrat, welches Siliciumfluorwasserstoff enthält, die bei Berührung von Fluorsiliciumgas mit Wasserdampf gebildet werden, z. B. bei Entwickelung von Fluorsilicium durch Uebergiessen eines Gemenges von Flussspath und Sand mit Schwefelsäure in einem Kolben in der Mündung des befeuchteten Halses desselben: hohle zellenähnliche von Luft erfüllte Concretionen mit geschichtetem Bau der Wand, und warziger Aussenfläche[6]). — Stark verkieselte Membranen besitzen meist einen hohen Grad von Härte und Sprödigkeit. So die harte, spröde, leicht abbrechende Spitze der Brennhaare von Nesseln, welche der Einwirkung von Schwefelsäure vollständig widersteht, während der basilare Theil der Haarmembran darin stark aufquillt[7]); die Epidermis der Stängel des spanischen Rohres, die so hart ist, dass sie am Stahle Funken giebt[8]); die Membranen der Diatomeen[9]), welche als Politurpulver verwendet werden können; die Stängelepidermis von Equisetum[10]), die Epidermis vieler Blätter vor allen derer der Gräser und vieler Urticeen, das Gewebe der verknöchernden Bracteen von Coix, Scleria, der Merikarpien von Lithospermum officinale u. s. w.[11]). Aber diese Härte ist nicht durch die Verbindung der organischen Substanz mit der Siliciumverbindung allein ursächlich bedingt. Wird eine harte, stark verkieselte Zellmembran, z. B. die Epidermisaussenfläche von Equis. hyemale mit der Schultze'schen Macerations-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 217. Daselbst bündige Widerlegung der Ansicht, die Kieselsäure sei in der Wand als fremde Ein- oder Auflagerung vorhanden.
2) Sanio a. a. O. 3) v. Mohl a. a. O., p. 212. 4) Sanio in Linnaea 29, Tf. 3.
5) Smith British Diatomeae 1, Tf. 13—19 — besonders deutlich bei den fossilen Nav. fulva und Amicii aus dem Kieselguhr von Eger.
6) Max Schultze, Verhandl. naturhistor. Vereins der Rheinlande, Jahrg. 20, p. 1.
7) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 219. 8) Davy Elements of agr. chemistry, 2. ed. p. 57.
9) Kützing, Bacillarien, Lpz. 1844, p. 8. 10) Struve de silic. in pl. Berlin 1835.
11) v. Mohl a. a. O., p. 215, 225.

flüssigkeit — Lösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure — gekocht, so wird sie weich und biegsam, ohne dass sie ihren Gehalt an Silicium verliert. Sie hinterlässt nach dem Verbrennen ein zusammenhängendes Skelet aus Kieselerde[1]). Viele sehr feste und harte Membranen enthalten nur wenig Kieselsäure, so die der Aussenfläche der reifen Stängel vieler Gräser. Z. B. hinterlassen die drei unteren Stängelglieder der Avena sativa zur Zeit der Fruchtreife in der Achse von 1000 Theilen Trockensubstanz nur 1,92; die diesen angehörigen Blätter 34,47 Theile Kieselsäure[2]).

Die Verkieselung pflanzlicher Membranen beschränkt sich nicht auf Epidermiszellen allein. In Epidermiszellen, deren freie Aussenfläche verkieselt ist, setzt sich die Verkieselung, soweit die Beobachtung reicht allgemein, mindestens eine Strecke weit auf die Seitenflächen der Epidermiszellen fort. Das durch Einäscherung erhaltene Kieselskelet der Epidermis zeigt bei Betrachtung von der Fläche die seitlichen Umgränzungen der Epidermiszelle als nach Innen vorspringende Leisten[3]). Bei der Mehrzahl verkieselter Oberhäute erstreckt sich die Verkieselung nur auf die Wände der Epidermiszelle selbst so z. B. bei den Equiseten[4]). Ist die verkieselte Epidermis mit Spaltöffnungen versehen, so werden auch diejenigen Zellwände, zum Theil wenigstens, von der Verkieselung ergriffen, welche der Athemhöhle angränzen[5]); bei Ficus elastica aber auch das Gewebe des Blattinneren, insbesondere auf die organische Membransubstanz der Cystolithen[6]), ebenso das Parenchym und die Gefässbündel der Blätter z. B. von Ficus trachyphylla, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis[7]). Noch häufiger ist die Anwesenheit von Kieselerde in der Asche von Gefässbündeln allein[8]). — Bei Weitem nicht alle Oberhäute von Pflanzentheilen geben kieselsäurehaltige Asche. Viele derbe lederartige Blätter liefern nach dem Verbrennen kein Kieselskelet, z. B. die von Phoenix sylvestris, Mahonia aquifolium, verschiedene Rhododendren, Coffea arabica, Buxus sempervirens, Hakea gibbosa, Cycas revoluta, Yucca gloriosa, Phormium tenax. Selbst einzelne Formen aus Kreisen, deren meiste Glieder stark verkieselte Oberhäute der Blätter haben, liefern eine verschwindend dünne oder gar keine Aschenhaut bei Einäscherung der Epidermis; so unter den Gräsern Lygeum spartium[9]).

Der Siliciumgehalt differenter Stellen einer und derselben Membran ist häufig sehr verschieden. Es ist, wie oben erwähnt, ein verbreitetes Vorkommen, dass er in Epidermiszellwänden sich auf die äusserste Schicht der Aussenwand und der peripherischen Theile der Seitenwände jeder Zelle beschränkt. Diese allein widerstehen der Einwirkung von Schwefelsäure, und geben dann nach Auswaschung und Verbrennung ein Kieselsäureskelet, welches von dem der ganzen Epidermis nicht unterscheidbar ist, z. B. bei Avena sativa. — Manche dicke Zellmembranen, die in ihrer ganzen Masse verkieseln, liefern ein Kieselskelet, welches aus zahlreichen, übereinander liegenden Schichten zusammengesetzt ist. So die Epidermiszellen der Stängel von Equisetum hiemale. Das Kieselskelet derselben opalisirt im auffallenden Lichte[10]); seine Substanz zeigt somit Interferenzfarben dünner Blättchen; sie muss aus abwechselnden Schichten von Kieselsäure und Gas bestehen. Daraus folgt der Schluss, dass in der Wand dieser Epidermiszellen dünne, siliciumreiche Schichten mit siliciumlosen abwechseln. Wahrscheinlich sind jene die wasserärmeren, diese die wasserreicheren. — Noch beträchtlicher sind öfters die Differenzen des Siliciumgehalts der nämlichen Membranen in Richtung der Fläche. Bei manchen Palmenblättern, z. B. denen von Astrocaryum gynacanthum, löset sich die Asche der Epidermis in Salzsäure völlig auf, bis auf diejenige der verdickten Membranen der Spaltöffnungszellen und bis auf die einzelner, über die Aussenfläche der Epidermiszellen vorragender verkieselter Knötchen[11]). Auf einem Theile der Epidermiszellen der Stängel von Scirpus palustris und mucronatus findet sich in der Mittellinie eine Reihe kleiner Knötchen, welche

1) v. Mohl a. a. O., p. 208.
2) Arendt, Wachsth. d. Haferpflanze. Lpz. 1859, p. 64, 70.
3) v. Mohl a. a. O., p. 228.
4) Payen a. a. O., p. 244, v. Mohl a. a. O., p. 228.
5) v. Mohl a. a. O., p. 226.
6) Payen a. a. O.; Tf. 7, f. 6 *a—d*.
7) v. Mohl a. a. O., p. 229.
8) Derselbe ebendas.
9) Derselbe a. a. O., p. 214.
10) v. Mohl a. a. O., p. 219.
11) Derselbe a. a. O., p. 214.

allein verkieseln, während der übrige Theil der eingeäscherten Cuticula in Salzsäure löslich ist[1]). Bei manchen Pflanzen beschränkt sich die Anlegung eines Kieselskelets auf die Haare allein, so dass die Asche des verbrannten Blattes in Salzsäure völlig sich auflöset, mit alleiniger Ausnahme der Haare: so bei mehreren Arten von Urtica, Campanula cervicaria, den Früchten von Galium Aparine. Und sehr allgemein sind die Membranen von Haargebilden stärker verkieselt, sie geben bei Einäscherung ein Skelet von grösserer Dicke, als die Wände der Epidermiszellen, denen sie ansitzen: so z. B. Deutzia scabra, Parietaria erecta. Die stärkere Verkieselung der Haarmembranen setzt sich bei manchen Pflanzen auf eine kreisförmige Stelle der Aussenfläche der Epidermis fort, welche die Basis des Haares umgiebt. Die Verkieselung der Epidermis ist allein auf diese Stellen beschränkt bei vielen Borragineen, z. B. Echium vulgare, bei Helianthus annuus u. A. Bei anderen ist zwischen den Scheiben das Kieselskelet sehr dünn, leicht zerreisslich, so z. B. bei Humulus Lupulus, Pulmonaria saccharata, Cerinthe major, Helianthus divaricatus u. A.; bei Ulmus campestris, Tectona grandis (bei letzteren beiden können im Mittelpunkt der Scheiben die Haare fehlen). Ganze Zellengruppen an den Basen der Haare haben stark verkieselte Wände auf den Blättern mehrerer Dilleniaceen, auf denen der el cauto genannten Chrysobalanee[2]). Die stärker verkieselten Wandstellen erhalten sehr allgemein früher einen nachweislichen Siliciumgehalt, als die schwach verkieselten. Bei Einäscherung junger Pflanzentheile hinterlassen jene allein ein in Salzsäure unlösliches Aschenskelet[3]).

Die feuerfesten, durch Ausziehen mit verdünnten Säuren nicht entfernbaren Bestandtheile vegetabilischer Membranen, welche in deren Asche als kohlensaurer Kalk, Kali oder Natron sich vorfinden, sind nach der Annahme von Payen[4]) als Verbindungen von Alkalien mit organischer Substanz in den Zellwänden enthalten, als Verbindungen, bei denen die organische Substanz die Rolle einer Säure übernimmt. Er misst der Pectinsäure eine besondere Bedeutung in dieser Beziehung bei, und ist geneigt, sie als einen allgemeinen Bestandtheil solcher Zellwände zu betrachten, welche eine kalk- oder alkalienreiche Asche hinterlassen.

Payen behandelte feine Durchschnitte der aus mehreren Schichten sehr dickwandiger Zellen bestehenden Epidermis des Stammes von Cereus peruvianus, unter wiederholtem Auswaschen mit destillirtem Wasser und Auspressen nach jeder Einwirkung von Säuren, mit Essigsäure, verdünnter Schwefelsäure ($^9/_{10}$ Wasser), endlich mit Aetzammoniak. Die Säuren entzogen der Substanz Kalk- und Kalisalze, sowie etwas Pectin, durch das Ausziehen des Präparats mit Ammoniak erhielt Payen beträchtliche Mengen pectinsauren Ammoniaks. Er berechnet den Gehalt dieser Membranen an pectinsauren Salzen bis auf 0,65 ihres Trockengewichts. Aehnlich in den Zellmembranen weisser Runkelrüben[5]).

In vielen Fällen sind Kalksalze in krystallinischen Partikeln von mikroskopisch sichtbaren, selbst messbaren Dimensionen zwischen der organischen Substanz von Zellhäuten abgelagert. Solche wahre Incrustationen aus kohlensaurem Kalk sind in sehr verdünnten Säuren leicht löslich. Verdünnte Essigsäure, höchst verdünnte Salzsäure entfernen die krystallinischen Massen; die zuvor opake Membran wird glashell. Sie enthält dann aber noch immer in ihrer Substanz feuerfeste, mit dem organischen Stoffe chemisch verbundene Bestandtheile. Nach der Einäscherung hinterlässt sie eine in Säuren zum Theil lösliche, wenn auch nicht mit ihnen aufbrausende Asche.

1) v. Mohl a. a. O., p. 226. 2) Derselbe a. a. O., p. 226—27.
3) Derselbe a. a. O., p. 226. 4) a. a. O., p. 131, 241. 5) a. a. O., p. 133.

So die Cystolithen von Urticeen (S. 180); ferner knötchenförmige Bildungen, welche in den Blättern von Ulmus campestris, Cerinthe major, Onoma stellulatum und anderen Borragineen, Silphium connatum, Helianthus tracheliformis in den die Basis von Haaren umgebenden Epidermiszellen vorkommen, deren verkieselte Wände kreisförmige Scheiben an der Basis der Haare bilden. »Nach dem Einäschern eines solchen in der Schultze'schen Flüssigkeit gekochten Blattes erkennt man in den einzelnen verkieselten Zellen einen ebenfalls verkieselten, kugeligen oder eyförmigen, aus über einander liegenden Schichten bestehenden Körper, in welchem vorher das Kalksalz abgelagert war. Derselbe füllt die Zelle etwa zur Hälfte bis zu zwei Dritteln aus, und liegt immer in dem Winkel derselben, welcher gegen das in der Mitte befindliche Haar hingewendet ist. Ob derselbe wie die Cystolithen mit einem Stiele an der Zellwand befestigt ist, konnte ich nicht erfahren«[1]. — Besonders reichlich ist die Kalkablagerung zwischen den Lamellen der Membran bei gewissen Meeresalgen aus sehr verschiedenen Formenkreisen: z. B. bei den Corallinen, Acetabularia, Anadyomene, Halymeda Opuntia. Ein dünner Querdurchschnitt des einzelligen cylindrischen Stammes von Acetabularia mediterranea zeigt zwischen und in die äusseren Lamellen der deutlich und vielfach geschichteten Membran dunkle (das Licht stärker brechende) punktförmige Massen eingestreut. In den äussersten Lamellen sind sie in grösster Zahl vorhanden; in den mittleren Schichten der Haut nehmen sie allmälig ab; den innersten fehlen sie ganz. Die dunklen Massen sind unmessbar klein; ihre Gestalt nicht erkennbar. Bei Zusatz sehr verdünnter Säuren lösen sie sich unter Gasentwickelung: durch diese Auflösung wird die Membran hyalin. Ein so ausgezogener, dann mit Wasser und endlich mit Ammoniak gewaschener Querdurchschnitt der Membran hinterlässt nach dem Glühen einen Ring blasiger, schlackenähnlicher Asche, die in Salzsäure grossentheils sich löset und dabei in kleine Körnchen zerfällt. — Grössere einzelne Krystalle liegen innerhalb der Substanz der verdickten Wand in den Bastzellen der Stammrinde von Acer Pseudoplatanus[2], der (S. 179 erwähnten) Zellen der Samenschale von Magnolia obovata u. A.; — besonders reichlich sind sie bei den in allen Geweben der Welwitschia mirabilis verstreuten grossen dickwandigen Bastzellen zwischen den beiden äussersten Lamellen der Wand angehäuft[3]. Bei Acer und Magnolia sind diese Krystalle oxalsaurer Kalk; — bei Welwitschia dürfte es sich ebenso verhalten, wenn auch die makrochemische Analyse ein anderes Resultat zu liefern schien[4].

Verholzte Zellwandungen. Aeltere innere pflanzliche Gewebe mit stark verdickten Zellwänden geben bei der Analyse nach denjenigen Waschungen, welche aus jugendlichen Geweben reine Cellulose zurück lassen, einen relativ höheren Gehalt an Kohlenstoff und Wasserstoff, als den der Cellulose zukommenden. Nach Behandlung mit Kalilauge, unter Umständen auch mit Salpetersäure bei + 36° C. und mit Chlor, und nach den zuvor erwähnten Waschungen wird aber die Zusammensetzung der Cellulose an dem (oft bis auf $^1/_{10}$ geschwundenen) Rückstand gefunden.

So bei Blättern von Cichorium Endivia, Ailanthus glandulosa, dem inneren Blattgewebe der Agave americana, Spiralfasern aus den Gefässen von Musa Sapientum, Wurzeln von Zea Mays, Fasern aus dem Kothe von Pflanzenfressern, Holz von Quercus, von Pinus Abies, Faden von Vaucheria sessilis (= Conferva rivularis), einer Oscillatoria, Gewebe von Boletus igniarius, Agaricus campestris, Cetraria islandica[5].

Die mikroskopische Untersuchung in solcher Weise behandelter Pflanzentheile zeigt die feinsten Structurverhältnisse nicht wesentlich geändert. Die Membranen von Holzzellen z. B.

---

1) v. Mohl a. a. O., p. 229. 2) Millardet, Ann. sc. n. 4. Sér. 5.
3) J. D. Hooker in Transact. Linn. soc. 25, p. 11 der Abh.; Tf. 12, f. 5—7.
4) Falkland in Hooker's eben citirter Abhandl. p. 11. — Warum sie Kieselsäure enthalten sollen, da doch die Asche doch in Säuren sich löset, ist nicht abzusehen.
5) Payen a. a. O., p. 9—23.

erscheinen zwar etwas aufgelockert, die schraubenlinige Streifung erheblich deutlicher als zuvor; aber die Umrisse der Tupfelkanäle und der Tupfelhöfe, so wie diejenigen etwa vorhandener schraubenliniger Verdickungen (Spiralfasern) der Wand mit der nämlichen Schärfe, wie an frischen Präparaten. Es folgt aus diesen Thatsachen mit Nothwendigkeit, dass bei der Aenderung der chemischen Constitution älterer Zellhäute im Ganzen nicht etwa den aus Cellulose bestehenden Membranen Massen fremdartiger Stoffe an- oder eingelagert werden, sondern dass die fremdartigen Stoffe, welche entweder von Aussen her (aus dem Zelleninhalte) in die Zellwand gelangen, oder die innerhalb derselben durch Umsetzung eines Theiles ihrer Moleküle gebildet werden, mit Cellulosemolekülen chemische Verbindungen in allen den Punkten eingehen, innerhalb deren die Membran in ihren chemischen Reactionen von denjenigen der reinen Cellulose abweicht[1]).

Aeltere Hölzer sind durchgehends sauerstoffärmer, kohlenstoff- und wasserstoffreicher als die Cellulose, aus der die Zellmembranen des Splints, des jungen Holzes derselben Art, nachweislich bestehen. Der Procentgehalt der Trockensubstanz an Kohlenstoff, der für die Cellulose 44,44 beträgt, steigt im Holze von Populus tremula auf 49,7, in dem von Quercus Robur auf 52,3, indem von Pinus Abies L. auf 54,7, im madagassischen Ebenholze auf 53,75, im St. Lucienholz auf 55,3; in der Steinschale der Frucht von Juglans regia auf 53,92 [2]). — Der höhere Kohlenstoffgehalt ist, wie aus diesen Beispielen hervorgeht, der grösseren Härte und vielleicht auch der grösseren Dichtigkeit nicht genau proportional; doch wachsen sichtlich beide Eigenschaften der Holzzellenmembranen mit seiner Zunahme. — Die Bestimmung der Dichtigkeit der Substanz pflanzlicher Zellwände ist übrigens eine sehr unsichere: leicht möglich, dass die des Tannenholzes diejenige anderer Hölzer übertreffe, wenn auch das specifische Gewicht feiner Tannenholzspäne (= 1,46) weit hinter dem solcher Späne von Eichen- oder Buchenholz zurück bleibt (= 1,27) [3]). Fein geraspelte Holzspäne zeigen bei volumenometrischer Bestimmung des specifischen Gewichts ein um so höheres solches Gewicht, je enger die Lumina der Holzzellen sind. Das spec. Gew. von Flachsfasern, Zellen mit verschwindend engem Lumen, stellt sich höher (= 1,45), als das von Buchenholz (= 1,29); das der Baumwolle (mit collabirten Zellen, und somit sehr engem Lumen) dem des Eichenholzes gleich (= 1,27) [3]). Hieraus scheint hervorzugehen, dass auch bei der genauesten der bis jetzt vorliegenden Methoden der Bestimmung der Dichtigkeit lufthaltiger Substanzen der Luftinhalt unverletzter Zellen auf die Ergebnisse störend einzuwirken vermöge [4]).

Die Zunahme der Dichtigkeit der Wandsubstanz von Holzzellen während des Uebergangs von Splint zu Kernholz geht deutlich aus folgendem Versuche hervor. Sehr feine Längsschnitte aus dem Splinte von Cytisus Laburnum und Prunus Avium, denen durch wiederholtes Auskochen und durch längeres Verweilen in Wasser im luftverdünnten Raume alle Luft ausgetrieben ist, schwimmen auf einer Zuckerlösung von etwas über 1,3 spec. Gew. Ebenso behandelte feine Späne vom Kernholze desselben Baumes sinken in dem nämlichen Zuckersyrup zu Boden. — Die Dicke der Wände der Holzzellen des Kernholzes und des Splintes ist hier gleich (wie auch bei allen anderen darauf untersuchten Holzpflanzen); die Lumina der Zellen sind im Kernholz nicht enger, als im Splint. — Die in der lebenden Pflanze vorkommenden, mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeiten, welche von Zellhäuten imbibirt werden, die fetten und ätherischen Oele, die Lösungen von Harzen in diesen letzteren, und ähnliche — diese alle übertreffen nicht im specifischen Gewichte die Cellulose der Baumwolle oder des Eichenholzsplintes; die meisten bleiben weit dahinter zurück. Es ist augenscheinlich, dass durch die blosse

1) Die Vorstellung, dass die Aenderung der chemischen Zusammensetzung der Membranen dickwandig werdender Gewebe durch die Anlagerung incrustirender Schichten differenter Substanz auf die Innenwände der Zellhäute bewirkt werde (Payen a. a. O. p. 52) beruht auf der Annahme der unhaltbaren Hypothese des Dickenwachsthums durch Schichtenauflagerung, und fällt mit dieser. 2) Payen a. a. O. p. 50.

3) Nach den volumenometrischen Bestimmungen Kopp's (mitgetheilt in Pouillet-Müller, Physik 2. Aufl. 1, p. 141. 4) Hofmeister in Flora 1862, p. 104.

Infiltration solcher Stoffe in pflanzliche Zellhäute die Dichtigkeit derselben nicht erhöht werden kann. Es muss, damit das specifische Gewicht der Wandsubstanz der älter werdenden Holzzellen wachsen könne, bei der Verbindung eines sauerstoffärmeren Körpers mit den Cellulosemolekülen derselben eine Verdichtung der Substanz stattfinden. — Während der Reifung des Holzes, insbesondere während der Umwandlung von Splint zu Kernholz, ist das Holz nur von wässeriger Flüssigkeit durchtränkt, die nur sehr geringe Mengen lösliche Substanz enthält. Es ist nicht wahrscheinlich, dass in dieser Flüssigkeit den Zellhäuten der sauerstoffärmere Korper in Lösung zugeführt werde, welcher mit den Cellulosemolekülen sich verbindet; wahrscheinlicher ist es, dass er an dem Orte sich bildet, wo er gefunden wird; dass er ein Umsetzungsprodukt einzelner Cellulosemoleküle sei.

Intensive Färbung der Häute ganzer Zellen oder bestimmter, verdickter Stellen von Zellwänden, welche erst am Schlusse der Entwickelung, mit Beendigung des Dicken- und Längenwachsthums der Membran eintritt, ist eine namentlich unter den höheren Kryptogamen verbreitete Erscheinung. Die Rindenzellen des Stängels, selbst die Zellen der Blätter vieler Moose zeigen hellgelbe, rothgelbe und grüngelbe Tinten der Wandungen: rothgelb z. B. Polytrichum formosum Zellen der Stängelrinde und des Blattgrunds; grüngelb Blattzellwände und Zellwände des Stängelinneren mancher Individuen von Sphagnum cymbifolium und acutifolium. Die Haarwurzeln von Fossombronia pusilla (Jungermanniee) haben tief veilchenblaue Wände. Die unterirdischen protonematischen Fäden (Haarwurzeln) von Laubmoosen sind nur in der frühesten Jugend, an den wachsenden Enden farblos; im übrigen braun, meist goldbraun, in einigen Fällen (Barbula subulata z. B.) purpurbraun. Mehr oder weniger tiefbraune Färbung erhalten die verdickten schraubenlinigen Streifen der Wände der Elateren, und die Halbring- oder Ringfasern in den Zellen der Kapselwände der Jungermannieen und Marchantieen, die verdickten Längsstreifen der Wände des oberen Theiles der Frucht solcher Laubmoose, welche ein Peristom bilden (hier und da von röthlichem Farbenton, z. B. bei Fontinalis antipyretica), die peripherischen Zellschichten des Operculum der Laubmoosfrucht, die Bastzellen der Farrnkräuter, die verdickten, den Gefässbündeln zugekehrten Wandflächen der den Gefässbündeln angränzenden Parenchymzellenschichten (Gefässbündelscheiden) vieler Polypodiaceen; die verdickten Wandstellen des Ringes der Polypodiaceen; einzelne, höchst unregelmässig gestaltete, zum Theil sehr stark verdickte Wandstellen der Zellen der Gefässbündelscheiden der unterirdischen Stämme von Psilotum triquetrum. Unter den Phanerogamen sind tiefe Färbungen der Zellhäute häufig bei den alten Bastzellen von baumartigen Monokotyledonen, insbesondere von Palmen (der Borsten von Attalea funifera, die Basttheile der Gefässbündel peripherischer Lagerung von Iriartea exorrhiza erscheinen nur auf dünnsten Durchschnitten braun, auf irgend dickeren völlig schwarz), und im alten Holze von Laubbäumen, insbesondere von Leguminosen, Ebenaceen, Amygdaleen. Die dunkelbraune Färbung ist in allen diesen Fällen verbunden mit beträchtlicher Härte, Sprödigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen die auflösende Einwirkung concentrirter Schwefelsäure. Diese Eigenschaften werden mit der Färbung der betreffenden Membranen durch kurzdauernde Erwärmung in einem Gemenge von chlorsaurem Kali und rauchender Salpetersäure bis auf etwa 60° C., oder durch längeres Verweilen in einem kalten solchen Gemenge entzogen. Die Zellhäute sind dann farblos, weich, biegsam, in ihrer Substanz gelockert und vermindert, an der Aussenfläche bis zu geringer Tiefe angegriffen (gelöst), sonst aber in ihrer ferneren Structur nicht beeinträchtigt. (Hatte die Einwirkung des Gemenges von Salpetersäure und chlorsaurem Kali auf solche oder andere pflanzliche Zellhäute hinreichend lange angedauert, so werden sie in Kupferoxydammoniak, bei noch längerer Einwirkung selbst in Aetzammoniak löslich; meist tritt bei Zutritt des Ammoniak bräunliche Färbung wieder ein. Fortgesetztes Kochen in chlors. Kali und Salpetersäure löset die Zellmembranen vollständig).

Cuticularisirte Zellhäute. Zellmembranen, welche bestimmt sind mit Luft oder Wasser in unmittelbare Berührung zu kommen, wie auch die äussersten Membranlamellen einiger sehr dickwandigen, langlebigen Gewebe (Holz- und Bastbündel) erfahren sehr allgemein eine Aenderung der chemischen Zusammensetzung

ihrer äusseren Schichten oder (seltner) der ganzen Masse, welche durch den Eintritt eines stickstoffhaltigen Körpers, häufig auch durch den von Siliciumverbindungen, in die Membransubstanz gekennzeichnet ist. Solche Zellmembranen werden cuticularisirte genannt. Sie widerstehen den zersetzenden und lösenden Einwirkungen von Mineralsäuren, sowie der Verwesung ungleich energischer, als Zellwände die aus Cellulose oder aus Cellulose in Verbindung mit kohlenstoff- und wasserstoffreicheren Körpern bestehen. Diese Modification der chemischen Zusammensetzung schreitet gemeinhin in der äussersten Lamelle von Oberhautzellen vielzelliger Gewächse weiter vor, als in den nächstunterliegenden Schichten. Eine sehr dünne oberflächliche Schicht erhält einen höheren Gehalt an stickstoffhaltigen Verbindungen, einen weit höheren Grad von Widerstandsfähigkeit gegen zersetzende Einwirkungen: sie wird z. B. völlig unlöslich in rauchender Schwefelsäure. Durch Fäulniss, durch Maceration in Mineralsäuren, kaustischen Alkalien u. s. w. lässt sich diese im höchsten Grade cuticularisirte Lamelle von den übrigen Schichten der Oberhautzellenwände trennen und als gesondertes Häutchen darstellen. Sie wird als Cuticula im engsten Sinne von den Cuticularschichten unter ihr, den in minder hohem Maasse cuticularisirten Schichten der Zellhaut unterschieden. — Durch Maceration in kaustischem Kali, unter Umständen durch Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali kann aus cuticularisirten Membranen und Membranschichten, unter beträchtlichem, im Austritt von Tropfen einer zähe flüssigen Masse ersichtlichen Verlust von Substanz, die stickstoff- beziehendlich die siliciumhaltige Verbindung ausgezogen werden. Der Rückstand reagirt als reine Cellulose.

Alle darauf untersuchten Oberhäute und durch Maceration isolirten cuticularisirten Schichten von Oberhäuten enthalten erhebliche Mengen von Stickstoff. Der Stickstoffgehalt beträgt für die Epidermis der Blätter von Agave americana 1,471% der Trockensubstanz, 1,545% der verbrennlichen Substanz[1]; für die Stammepidermis von Cereus peruvianus 0,808% der Trockensubstanz, 0,916% der verbrennlichen Substanz[2]; für die isolirte Cuticula derselben 2,597% der Trockensubstanz, 2,751% der verbrennlichen Substanz[3]; für die Cuticularschichten derselben ohne Cuticula 0,192% der Trockensubstanz, 0,234% der verbrennlichen Substanz[4]. Ebenso fand Mulder beträchtlichen Stickstoffgehalt in den Membranen der Epidermis der Blätter von Phytolacca decandra und von Agave americana[5]. Die mikrochemischen Reactionen cuticularisirter Zellhautschichten (s. weiter unten) deuten allgemein auf einen Gehalt derselben an Stickstoffverbindungen. — Die äusseren Lamellen der Holzzellen sind in hohem Grade cuticularisirt. Alles Holz enthält Stickstoffverbindungen; der Stickstoffgehalt erreicht 0,67—1,52% der Trockensubstanz[6]. Beides gilt auch von den Zellen der Bastbündel[7]. Minder wesentlich für das eigenartige Verhalten cuticularisirter Membranen erscheint der Siliciumgehalt derselben; er ist gering in den Aussenwänden mancher Oberhautzellen, fehlt in anderen (S. 244) und in vielen Holz- und Bastgeweben ist keine Spur desselben nachweisbar[8], während doch die äussersten

1) Payen a. a. O. p. 114. 2) ebend. p. 116.
3) ebds. p. 118; und Mirbel und Payen, Mém. acad. d. sc. Paris XX, p. 518.
4) ebds. p. 118. 5) Mulder, physiol. Chemie, übers. v. Moleschott, p. 599.
6) Chevandier in Ann. de Chim et Phys. 1844, 1, p. 129.
7) Mulder a. a. O. p. 493. 8) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 228.

Schichten der Zellen dieser Gewebe die charakteristische Widerstandsfähigkeit cuticularisirter Membranen gegen Lösungsmittel besitzen.

Die erhöhte Widerstandsfähigkeit der ächten Cuticula gegen äussere Einflüsse, welche die Zellhäute zerstören, zeigt sich zunächst darin, dass sie weit langsamer verweset, als nicht cuticularisirte Zellhäute. Nach mehrmonatlicher Maceration von Kohlblättern in Wasser lässt sich von der Oberfläche der Epidermis dorselhen eine zusammenhängende Membran isoliren, welche kein Zellennetz zeigt, vollkommen homogen, durchscheinend und von spaltenförmigen Oeffnungen (Mündungsstellen der Spaltöffnungen) durchsetzt ist, auch eben solche unverästelte einzellige, wenig zahlreiche Haare trägt, wie sie auf der frischen Epidermis der Blätter von Brassica oleracea vorkommen[1]). — Cuticularisirte Membranen widerstehen ferner der Zerstörung durch Schwefelsäure; die Cuticula im engsten Sinne mit äusserster Hartnäckigkeit, so dass die Cuticula lederartiger Blätter, z. B. derer von Hoya carnosa, durch längeres Liegen in rauchender Schwefelsäure nicht gelöst wird. Ebenso verhält sich die äussere Membran aller darauf untersuchten Sporen und Pollenkörner. Auch die äusserste Membran vieler Holzzellen und mancher Bastzellen besitzt ein ähnliches Widerstandsvermögen[2]). Der Widerstand gegen die zerstörenden Einwirkungen ist in den verschiedenen Schichten derselben cuticularisirten Membran ungleich gross. Die Cuticularschichten vieler dickwandiger Oberhäute werden von englischer Schwefelsäure nicht angegriffen, aber von rauchender Schwefelsäure zum Aufquellen gebracht und gelöst, während die Cuticula auch dieser widersteht.

Die Cuticularisirung einer äussersten Schicht der Membran tritt in einigen Fällen mit der Entstehung, der Erhärtung der Membran gleichzeitig in die Erscheinung (S. 159). Weit öfter aber ist sie von späterem Datum als diese. Die zur Cuticula werdende Schicht der Membran erhält erst einige Zeit nach ihrer Anlegung die Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure und die mikrochemischen Reactionen der Cuticula. So bei keimenden Sporen von Moosen und Gefässkryptogamen. Die innerste Haut der Sporen von Pellia epiphylla, Equisetum limosum z. B. quillt und löset sich vollständig in Schwefelsäure von dem Beginn der Keimung. Während sie an der keimenden Spore die äussere völlig cuticularisirte Membran sprengt und aus dieser hervortritt, nimmt ihre äusserste Lamelle die Beschaffenheit einer Cuticula an. So ferner ganz allgemein die Aussenfläche der oberirdischen Organe von Gefässpflanzen. Die Membranen der Keimbläschen und der wenigzelligen Vorkeime der darauf untersuchten Phanerogamen lösen sich in verdünnter englischer Schwefelsäure sofort. Ist aber das Embryokügelchen angelegt, so besitzt dieses eine, der Auflösung widerstehende äusserste Lamelle der Wand, welche nach dem Embryoträger hin allmälig dünner wird, und dort verschwindet (sehr deutlich z. B. bei Cheiranthus Cheiri, Lathyrus odoratus, Dianthus caesius und vor Allem bei den Coniferen) Zunächst nach dem Auftreten ist die Resistenz der Cuticula der Embryonen gegen Schwefelsäure nur eine relative. Die Cuticula junger Embryokügelchen von Pinus silvestris z. B. wird von englischer Schwefelsäure kurze Zeit nach den Membranen des Embryoträgers gelöst. An Embryonen, welche den ersten Blattwirtel zu entwickeln beginnen, widersteht die Cuticula englischer, aber nicht rauchender Schwefelsäure. An nahezu reifen Embryonen wird sie von der letzteren nicht mehr angegriffen. — Nach der Anlegung der Cuticula am Embryokügelchen oder an der Innenmembran der keimenden Spore behält und erhält die äusserste Lamelle der Membran der Oberflächezellen aller Vegetationspunkte die Eigenschaften einer Cuticula in dem Maasse, als sie wächst. Die oberirdischen Theile der Gefässpflanzen, auch die jüngsten Knospen, sind von zusammenhängender Cuticula bekleidet; die äussersten Lamellen der oberflächlichen Zellen widerstehen der Auflösung durch Schwefelsäure und stellen nach Maceration eines Pflanzentheils in solcher ein die ganze Aussenfläche des Organs umhüllendes Häutchen dar. Dieses Häutchen zeigt meist keinen Unterschied der Structur an den Stellen, welche den Grän-

1) Brongniart, Ann. sc. nat. 1. Sér. 21 (1830), p. 427; vergl. auch Meyen in Wiegmann's Archiv 1837, 1, p. 216.

2) Mulder, physiol. Chemie, p. 474, 493; v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 547.

zen der Seitenwände der Epidermiszellen entsprechen. In manchen Fällen hat indess die Cuticula an diesen Stellen geringere Cohäsion als in ihrer übrigen Fläche. Wird die abgetrennte Cuticula des Stammes von Cereus peruvianus nach Behandlung mit kochender Salpetersäure, Wasser und Ammoniak unter dem Deckglase vorsichtig hin und her geschoben, so zerfällt sie in Stücke, deren jedes dem Umriss einer Epidermiszelle entspricht. Die Trennungslinien gehen durch die dicksten Stellen der Cuticula[1]). Auch die dicken Massen cuticularisirter Zellhaut, aus welchen die sogen. Glandulae am Narbenkörper der Asclepiadeen bestehen, zeigen eine Zusammensetzung aus polygonalen Areelen und aus zwischen diesen verlaufenden Platten anders lichtbrechender Substanz, von denen jene den Aussenflächen, diese den Seitenwänden der Epidermiszellen des Narbenkörpers entsprechen. — Die Cuticularisirung der äussersten Lamellen der Wände der peripherischen Zellen erstreckt sich sehr allgemein auch auf die einander zugewendeten Flächen der Spaltöffnungszellen, und vielfach auf die Zellen, welche dem äusseren Theile des Intercellularraumes unterhalb der Spaltöffnung, der Athemhöhle, angränzen[2]). Diese Cuticula stellt, nach Isolirung durch Maceration, eine unmittelbare Fortsetzung derjenigen der Epidermiszellen dar. —

Die Anlegung einer Cuticula kann an der Aussenfläche bestimmter Zellen oder Gewebmassen erfolgen, die ringsum von anderem Gewebe dicht umschlossen sind. Dieser Fall tritt ein, nicht nur bei der Bildung der meisten Sporen und Pollenkörner (S. 157), nicht nur an der Aussenfläche der Scheitelgegend der Embryosäcke vieler Phanerogamen[3]) und der ganzen Aussenfläche der Embryosäcke der Coniferen[4]); nicht allein an phanerogamen Embryonen, deren Aussenfläche in allen Punkten die Membranen von Endospermzellen berührt, sondern auch an allen Wurzeln von Gefässpflanzen. Die Cuticula des bleibenden Theiles der Wurzel, desjenigen welcher durch die in centripetaler Richtung wirkende Thätigkeit des von der Wurzelmütze umhüllten Vegetationspunktes gebildet wird — diese Cuticula wird angelegt, während die Aussenfläche der bleibenden Wurzel noch von der Wurzelmütze bedeckt ist, mit deren Zellwänden jene Aussenfläche in parenchymatischem Verbande steht. Dieses Verhältniss tritt mit besonderer Deutlichkeit auf Längsdurchschnitten wachsender Wurzelspitzen von Gräsern hervor, z. B. von Zea Mays, Avena sativa, insofern die Aussenwände der Epidermiszellen der Wurzel vor der letzten Streckung derselben sich stark verdicken. Im Vegetationspunkte der Wurzel und in dessen nächster Nähe werden diese Zellwände von Schwefelsäure vollständig gelöst; nach dem oberen Rande der Wurzelmütze hin widersteht eine dünne äusserste Lamelle der verdickten Membranen der Einwirkung der Säure. Bei Beginn der schliesslichen beträchtlichsten Längsstreckung des jungen Gewebes der Wurzel werden die äusseren Lamellen der verdickten Wände durch starke Quellung der mittleren abgeworfen (S. 219). Somit geht die bisherige Cuticula der Wurzel verloren. Aber die äusserste, sehr dünne Lamelle der bleibenden und wachsenden inneren Schicht der Aussenwände der Wurzelepidermiszellen erhält aufs Neue die Eigenschaften einer Cuticula; sowohl die planen Aussenflächen, als auch die durch

1) Payen a. a. O. p. 124.

2) Payen a. a. O. p. 146, Note; v. Mohl in Bot. Zeit. 1845, p. 1. — Die Thatsache, dass eine Cuticula, welche die Wände intercellularer Räume überzieht, unmittelbare Fortsetzung der Cuticula der Aussenfläche des betreffenden Organes ist, genügt schon für sich allein zur Widerlegung der Ansicht Karsten's, die Membran der Mutterzelle des Organismus entwickele sich, fort und fort wachsend, zu einer die Pflanze allseitig umschliessenden Hüllhaut, und diese Hüllhaut sei eben die Cuticula (Bot. Zeit. 1848, p. 730). — Was Karsten gegen die Beobachtungen des Eindringens der Cuticula in die Spaltöffnungen a. a. O. p. 734, Anm. sagt, beruht auf Missverständniss. Die Blätter von Aloearten sind nicht die Objecte, an denen Payen und v. Mohl ihre Untersuchungen demonstrirten, und eine Verwechslung der Cuticula des Vorhofs der Spaltöffnungen derselben mit der Cuticula der Athemhöhle kann nicht in Frage kommen. Die Blätter von Cereus peruvianus, Helleborus niger u. v. a. durch v. Mohl untersuchter Pflanzen besitzen gar keine Vorhöfe der Spaltöffnungen.

3) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 676. 4) Derselbe, vergl. Unters., p. 128.

Spitzenwachsthum derselben sich entwickelnden Wurzelhaare hinterlassen nach Maceration in Schwefelsäure ein dünnes Hüllhäutchen.

Die äussere Membran von Pollenkörnern und Sporen, welche im ausgebildeten Zustande die Eigenschaften einer Cuticula in höchstem Maasse zeigen, erlangen diese Eigenschaften in vielen Fällen erst nach und nach, und relativ spät. Die Exine junger Pollenkörner von Mirabilis Jalapa wird von Schwefelsäure gelöst[1]). Ebenso die äussere Haut der Makrosporea von Salvinia natans, während die Sporen zu vieren noch in dem Complex der Specialmutterzellen innerhalb einer Mutterzelle eingeschlossen sind. Erst nach dem Freiwerden und bei Beginn ihres excessiven Wachsthums wird die Sporenhaut gegen Schwefelsäure widerstandsfähig. — Cuticularisirte Membranschichten oder Membranen sind im Allgemeinen von Wasser schwer benetzbar, und imbibiren Wasser in geringerer Menge, als Häute, welche aus reinerer Cellulose bestehen. Eine Ausnahme von dieser Regel macht die Cuticula mancher jugendlicher Haargebilde: sie quillt in reinem Wasser stärker in Richtung der Fläche auf, als die nicht cuticularisirten Schichten der Zellhaut unter ihr, und hebt sich in Form umfangreicher Blasen von diesen ab. Besonders leicht geschicht dies an den Querscheidewänden von Haaren, die aus Längsreihen von Zellen bestehen. Dann wird es vollkommen klar, dass die Cuticula an den Gränzstellen zweier Zellen keinerlei Unterschied der Beschaffenheit von derjenigen der Stellen zeigt, welche die Aussenflächen von Zellen bekleiden. So z. B. an den Haaren junger Vegetationsorgane von Siphocampylus bicolor, junger Stamina von Tradescantia Sellowiana[2]), virginica u. A. Tradescantieen. — Auch die Cuticula vieler Narbenpapillen quillt in dem Nektar der Narbe in tangentaler Richtung stärker auf, als die von ihr bedeckte Zellhautstofflamelle. Sie wird durch den Contact der Enden wachsender Pollenschläuche leicht örtlich gelöset, so dass solche Schläuche dann zwischen Cuticula und Zellhautstofflamelle sich eindrängen[3]) — ein sehr verbreitetes Vorkommen. — Auch an Embryosackscheiteln, deren Cuticula stark entwickelt ist, drängen Pollenschlauchenden bisweilen zwischen diese und die Zellhautstoffmembran des Sackes sich ein; so z. B. bei Crocus vernus[4]).

Korkzellen. Die Zellwände des Korkes stimmen in vielen Stücken mit den vollständig cuticularisirten Zellmembranen überein. Stickstoff ist ein wesentlicher Bestandtheil derselben. Die Membranen des Korkes von Quercus suber enthalten in 100 Th. der mit Alkohol, Aether, Wasser und verdünnter Salzsäure ausgezogenen trockenen Substanz 2,3 Th. Stickstoff[5]); der Kork der Kartoffelschalen 2,091 Stickstoff[6]). Sie widerstehen der Einwirkung von Schwefelsäure in ähnlicher Weise, wie die Cuticula im engsten Sinne. Diese Widerstandsfähigkeit erhalten die Membranen der Korkzellen erst nach ihrer Anlegung, auf einer relativ vorgerückten Stufe der Ausbildung. Die Wände jugendlicher Korkzellen (im korkbildenden Cambium von Dracaena marginata, Sambucus nigra, Cereus peruvianus) werden von englischer Schwefelsäure sofort gelöset.

Mikrochemische Reactionen der Zellhäute. Wie in ihrer Zusammensetzung, so zeigen jugendliche Zellmembranen auch in ihren chemischen Reactionen, vor Allem in der Reaction gegen Iod eine weitgehende Uebereinstimmung. Wässerige oder alkoholische Iodlösung, frisch bereitet, färbt die Zellmembranen nicht, die Häute der Sporenmutterzellen von Flechten allein ausgenommen[7]).

1) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 157. 2) Cohn in Linnaea 23, p. 353.
3) Hartig, neue Theorie der Befruchtung, Braunschw. 1842, p. 26; — v. Mohl in Linnaea 16, 1842, p. 412, u. verm. Schr., p. 265.
4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 688.
5) Doepping in Woehler u. Liebig, Annalen 1843, 1, p. 286.
6) Mirbel u. Payen in Mém. Acad. des sc. Paris 20, p. 549.
7) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai.

Dagegen tritt Blaufärbung der von Wasser durchdrungenen Membran ein, wenn mit dem Iod gleichzeitig Iodwasserstoff, oder Iodkalium, Iodammonium, Iodzink, Phosphorsäure, Schwefelsäure, in einigen Fällen auch Salpetersäure einwirken. Für verschiedene Membranen ist die zum Hervorrufen der Färbung erforderliche Menge des bei derselben behülflichen Körpers sehr ungleich, für manche sehr gering, für andere beträchtlich. In alkoholischer Iodlösung, die längere Zeit unter Einfluss des Lichtes aufbewahrt wird, bildet sich stets, unter theilweiser Zersetzung der Lösungsflüssigkeit; Iodwasserstoffsäure. So kommt es, dass alte Iodtinctur manche Zellmembranen ohne Weiteres blau färbt. Iodwasserstoff wird gleichfalls gebildet, wenn Iodtinctur mit organischer Substanz in Berührung ist. Auch Iodwasser kann iodwasserstoffhaltig werden, wenn organische Substanz in ihm enthalten ist, und wenn längere Zeit hindurch Licht auf die Lösung einwirkt. — Wenn Iodtinctur und Zellmembranen zusammen eintrocknen, wirkt die entstandene Iodwasserstoffsäure in hoher Concentration auf die Zellhaut. Wird ein solches Präparat dann angefeuchtet, so pflegt die Bläuung der Membran mit besonderer Energie aufzutreten. — Die Blaufärbung erhält sich nur in so weit und so lange, als Wasser, Iod und der assistirende Körper gleichzeitig in der Membran enthalten sind. Bei Behandlung einer Membran z. B., die bei Wassergegenwart leicht sich bläuet, im trockenen Zustande mit alkoholischer Iodtinctur und rauchender Schwefelsäure tritt Bräunung, nicht Bläuung derselben ein. Eine Membran, die zuvor gebläuet, und dann durch Auswaschung von Iod und dem assistirenden Körper völlig befreit und farblos geworden war, färbt sich nicht aufs Neue blau, wenn säure- und iodmetallfreie Iodlösung ihr zugesetzt wird, sondern sie bleibt farblos oder wird gelblich. — Aeltere Zellmembranen, deren chemische Constitution denen der reinen Cellulose sich nähert, bläuen sich leichter, bei Gegenwart geringerer Mengen der assistirenden Körper und bei Gegenwart derjenigen unter diesen die minder energisch wirken, als solche, welche Kohlen- und Wasserstoff im Ueberschuss, oder welche Stickstoff enthalten. Die Behandlung schwierig zu bläuender Membranen oder Membranschichten mit solchen Mitteln, welche einen Rückstand von der Zusammensetzung der Cellulose hinterlassen, bewirken eine leichtere Bläuung dieses Rückstandes durch Iod und einen der assistirenden Stoffe. — Viele Membranen, welche auf vorgerückteren Entwickelungsstufen auf Zusatz einer Iodlösung und eines assistirenden Körpers mit Leichtigkeit die blaue Färbung annehmen, bläuen sich in frühester Jugend bei der gleichen Behandlung nicht. Der Farbenton sowohl, als die Intensität der Färbung einer durch Iod und einen der assistirenden Körper gefärbten Zellmembran sind abhängig von bestimmten Mengen des der Membran eingelagerten Iod: Geringe Mengen bringen bisweilen (doch selten) eine gelbliche Färbung hervor; beträchtliche Quantitäten eine blaue, übergrosse eine röthliche, bräunliche, endlich braungelbe. Zwischen den verschiedenen Tönen sind Mischfarben möglich. Innerhalb desselben Tones wird die Intensität der Färbung durch Zunahme der Menge des eingelagerten Iod erhöht.

In wässeriger Iodlösung, frisch hergestellt durch Einbringung von Iodsplittern in einen Tropfen destillirten Wassers auf dem Objectträger, färben sich die Membranen der Sporenschläuche und die zwischen ihnen stehenden gegliederten Haare (Paraphysen) von Flechten (Physcia ciliaris, Pertusaria leioplaca z. B.) sofort schön und rein blau; die aufgequollene

äusserste Schicht der Membranen zuerst[1]. Keine andere darauf untersuchte pflanzliche Membran nimmt unter den gleichen Umständen unverzüglich blaue Färbung an. Wohl aber tritt an solchen, welche bei Anwesenheit einer sehr geringen Menge eines der assistirenden Körper mit Iod sich bläuen, die Blaufärbung nach einiger Zeit ein, indem in der Flüssigkeit auf dem Objectträger Iodwasserstoff sich bildet. Um so schneller beginnt die Bläuung, je intensiver die Beleuchtung, je geringer im Verhältniss zu der des anwesenden Iods die des Wassers und der organischen Substanz ist, so dass der Untersuchende im Stand ist, die Verhältnisse so zu regeln, dass die Bläuung nach ¼, ½, 1, 2—4 Stunden sich zeigt. So an Schnitten aus den Kotyledonen von Hymenaea coubaril, Tamarindus indica, aus dem Endosperm von Primulaceen, z. B. von Androsace septentrionalis, Cyclamen neapolitanum, in denen die Färbung mit Gelb beginnt, und allmälig durch Grün in Blau übergeht. Nach dem Hervortreten der Blaufärbung reagirt die Flüssigkeit sauer. Die Zellmembranen der Kotyledonen von Mucuna urens, welche dem sie benetzenden Wasser eine deutlich saure Reaction ertheilen, beginnen bei Zusatz von Wasser und Iodsplittern sogleich sich blau zu färben. Die Membran bleibt aber längere Zeit — eine Stunde etwa — in der Umgebung aufgelegter Iodsplitter farblos, wenn die Schnitte mit reinem Wasser gut ausgewaschen wurden. Aehnlich Durchschnitte des Endosperms von Gladiolus segetum, bei denen die Bläuung noch rascher eintritt; von Iris acuta, bei welchen die Färbung aus Gelb durch Grün nach Blau geht[2].

Diese Membranen färben sich blau bei Behandlung mit Iod, welches in iodwasserstoffhaltigem Wasser gelöst ist. Die Bläuung tritt ebenfalls ein, wenn sie bei Gegenwart von Wasser mit alter — iodwasserstoffhaltiger — alkoholischer Iodtinctur benetzt werden. Eine ähnliche leicht erfolgende Bläuung, die bei gleichzeitiger Anwesenheit von wässeriger Iodlösung und sehr wenigem Iodwasserstoff schon erfolgt, zeigen noch viele andere Membranen: so die Zellmembranen einiger Algen, wie Ulva Linza, Ulva Lactuca, Sphaerococcus ciliatus[3], der Cetraria islandica, in niederem Grade andere Arten dieser und der Gattungen Roccella und Evernia[4], die der Urmutter- und Mutterzellen der Sporen von Laubmoosen[5], Jungermannieen[6], der dickwandigen Zellen der Kotyledonen von Schotia[7], von Tropaeolum[8], der Zellen des Endosperms mehrerer Arten von Primulaceen, Iris, Gladiolus, der Veltheimia viridiflora[9], die aufquellungsfähigen Schichten der Epidermiszellenmembran der Theilfrüchte von Salvien, Ocymum, der Samen von Collomia, Teesdalia, Cydonia, Plantago, Linum. Bei letzteren nimmt selbst die Cuticula an der Bläuung Theil[10].

Membranen, die bei solcher Behandlung farblos bleiben, bläuen sich bei Einwirkung concentrirterer Iodwasserstoffsäure. Bastzellen von Cannabis, Samenhaare von Gossypium z. B. nach 24stündiger Einwirkung der Säure und des Iods und nachherigem reichlichen Wasserzusatz[11]. Ich sah Baumwollenfasern nach Einbringung in concentrirte Lösung von Iod in bei 0° C. gesättigte Lösung von Iodwasserstoff in Wasser, und nach sofortiger Auswaschung mit Wasser und Alkohol sich augenblicklich blau mit leichtem Stiche ins Grüne färben. Das Blauwerden auf Wasserzusatz nach wiederholtem Eintrocknen mit alkoholischer Iodtinctur ist eine sehr allgemeine Eigenschaft der Membranen, deren chemische Zusammensetzung nur wenig von derjenigen der reinen Cellulose abweicht, oder der Reste von Membranen, welche nach Behandlung abweichend beschaffener Zellhäute mit Alkalien und Säuren zurück bleiben[12].

Eine Lösung von Iod in Iodkalium und Wasser färbt sehr viele Zellmembranen sofort blau, wenn sie in angemessener Verdünnung angewendet wird: z. B. die des Cambium von Pinus sylvestris und vieler anderer Nadel- und Laubhölzer, des Blattparenchyms von Aloë margari-

1) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai. 2) Derselbe a. a. O.
3) v. Mohl, Flora 1840, verm. Schr., p. 348. 4) a. a. O. p. 337.
5) Lantzius-Beninga, de evolutione sporid. muscor. Gött. 1844, p. 7.
6) Gottsche in N. A. A. C. L. XIX, 1 (Haplomitrium) Hofmeister, vgl. Unters. 19 (Pellia).
7) Schleiden in Pogg. Ann. 1838, 43. N. A. A. C. L. XX, 2, Tf. 43, f. 73.
8) v. Mohl, Flora 1840, u. verm. Schr., p. 336. 9) Derselbe, ebd. p. 336, 341.
10) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, p. 21. 11) Nägeli a. a. O.
12) v. Mohl a. a. O. p. 343.

tifera u. v. A. Energischer noch wirkt die Lösung in Wasser eines Gemenges von Chlorzink und Iodkalium, der freies Iod im Ueberschusse zugesetzt ist[1]; eines der bequemsten Reagentien zur Unterscheidung von Membranenschichten, die auf Iod verschieden reagiren. — Iodkaliumiod und Chlorzinkiod (wie das letzterwähnte Reagens gemeinhin der Kürze halber genannt wird) lassen mit besonderer Anschaulichkeit die Thatsache erkennen, dass bei Einlagerung einer sehr grossen Menge Iod in eine Membran deren Färbung aus der blauen in die braune übergeführt wird. Behandelt man einen Querschnitt des Cambium von Pinus sylvestris mit concentrirter Iodkaliumiodlösung, so färben sich dessen Zellwände braun. Bei allmäligem Wasserzusatz geht die Färbung durch röthlich und violet in reinblau über, während das Wasser dem Präparate sichtlich Iodlösung entzieht. — Ebenso in vielen andern Fällen: Parenchym der Blätter von Aloe- und Agavearten, Rindenparenchym von Sambucus nigra[2], — und den Membranen von Oedogonium- und Spirogyrazellen bei Anwendung concentrirter Chlorzinkiodlösung. In gleicher Weise verhält sich eine concentrirtere Lösung von Iod in Iodwasserstoff. Baumwolle wird darin purpurbraun; bei Auswaschen mit Wasser geht die Färbung durch Purpurroth, Violet, Blau, endlich in Farblosigkeit über. Bei Gegenwart von Schwefelsäure werden pflanzliche Membranen mit besonderer Leichtigkeit gebläut[3], auch solche, die bei Anwesenheit von Iodkalium oder Iodwasserstoff farblos bleiben: so die Membranen der meisten Holzzellen, der Bastzellen von Tilia u. A. Der Schwefelsäure ähnlich, doch minder energisch, wirkt Phosphorsäure: sie muss in syrupdicker Concentration der Lösung angewendet werden, um auf jugendliche Zellmembranen[4] zu wirken. Die Gegenwart einer bestimmten Menge von Imbibitionswasser innerhalb der Membran ist ein unerlässliches Erforderniss, wenn dieselbe durch Iod und einen der assistirenden Körper blau gefärbt werden soll. Die Quantität dieses Minimum von Imbibitionswasser ist für verschiedene Zellhäute verschieden, im Allgemeinen aber ziemlich hoch. Wird z. B. zu einem Durchschnitte eines Kotyledon der Hymenaea coubaril, dessen Zellmembranen in Spuren von Iodwasserstoff enthaltenden Iodwasser sofort sich bläuen, eine concentrirte Lösung von Iod in Iodwasserstoff (bei 0° gesättigte wässerige Lösung, mit dem gleichen Volumen Wassers gemischt) gesetzt, so tritt keine Blaufärbung der Membranen, auch kein Aufquellen ein. Nach mehrstündigem Liegen in der braungelben Flüssigkeit sind die Zellmembranen nur blassgelblich gefärbt, vielleicht nur durch die Adhäsion einer dünnen Schicht der Lösung an die Schnittfläche. Jedenfalls wird von so concentrirter Iodwasserstofflösung nur sehr wenig durch die Membran imbibirt. Uebergiesst man aber ein solches Präparat mit destillirtem Wasser, so verwandeln sich die Zellmembranen augenblicklich in dunkelindigblauen Kleister. — Die quellenden Schichten der Epidermiszellenmembranen von Samen und Perikarpien nehmen eine blaue Färbung mit Iod erst dann an, wenn die Aufquellung ein bestimmtes Maass erreicht hat; in wasserarmer Iodtinctur bleiben sie farblos oder färben sich gelblich. — Sehr viele Membranen dichten Gefüges und geringerer Imbibitionsfähigkeit für Wasser färben sich mit Iod unter Mitwirkung eines der assistirenden Körper erst dann blau, wenn durch Behandlung mit die Quellungsfähigkeit steigendern Stoffen (S. 227) das Imbibitionsvermögen der Membran für Wasser erhöhet worden ist. Die meisten Mittel, welche die Bläuungsfähigkeit der Zellhaut durch Iod bedingen oder sie vorbereiten, machen dieselbe aufschwellen; etwa in folgender aufsteigenden Reihenfolge: Iodkalium, Iodzink, Salpetersäure, Phosphorsäure, Kalilauge, Iodwasserstoff, Schwefelsäure. Die energischst wirkenden derselben lösen sogar viele Zellmembranen theilweise oder vollständig. Zellhäute, welche bei Anwesenheit sehr geringer Mengen assistirender Körper durch Iod gebläuet werden, sind meist sehr quellungsfähig: so die der Samenschalen von Collomia, der Sporenmutterzellen von Muscineen, und wenn auch im geringeren Grade doch immer noch beträchtlich die der Kotyledonen der oben genannten Leguminosen, des Endosperms von Primulaceen und Irideen. Daraus darf indess nicht geschlossen werden,

1) Bereitung: Zink wird mit Salzsäure übergossen, bei Gegenwart von überschüssigem Zink zur Syrupdicke abgedampft, Iodkalium bis zur Sättigung darin gelöst, endlich metallisches Iod zugesetzt (Schultze von Rostock). 2) Nägeli a. a. O.

3) Schleiden in Pogg. Ann. 1838, p. 43; Beitr. z. Bot., p. 164.

4) Mulder, physiol. Chemie, p. 475.

dass die Blaufärbung der Zellhaut durch Iod von einer bestimmten Höhe des Wassergehalts der Zellhaut ursächlich bedingt sei. Denn wenn die, durch eines des vorbereitenden und assistirenden Mittel gelockerte, durch Iod gefärbte Zellhaut mittelst sorgfältiger Waschung von Iod und von dem assistirenden Mittel vollständig gereinigt wird, so tritt bei Zusatz von neuem Iod allein die Blaufärbung nicht wieder ein; sondern erst wenn einer der assistirenden Körper gleichzeitig angewendet wird, oder — wie Iodwasserstoff — aus dem mit dem Präparate in Berührung stehendem Iod nachträglich sich bildet. Wenn Baumwolle, die in Schwefelsäure zu durchsichtiger Gallerte aufgequollen, und durch Iod schön blau gefärbt war, mit destillirtem Wasser ausgewaschen wird, so läuft die Flüssigkeit mit brauner Farbe ab, während die blaue der Gallerte verblasst, endlich schwindet. Ist die Säure völlig beseitigt, so ruft der Zusatz von neuem Iod keine blaue, sondern gelbe Färbung hervor. Zusatz von Schwefelsäure aber verwandelt diese sofort wieder in Blau [1]). Die Erscheinung ist eine allgemeine; viele schlagende Beispiele für die verschiedenen assistirenden Körper giebt Nägeli [2]). Die Blaufärbung solcher Membranen bei Zusammenwirken des Iods und eines der assistirenden Körper ist somit nur mittelbar abhängig von der Auflockerung, der Steigerung des Imbibitionsvermögens der Membransubstanz. Lässt man z. B. Baumwolle in verdünnter Schwefelsäure (englischer mit gleichem Volumen Wasser) einige Tage lang aufquellen; wäscht man dann das Präparat sorgfältig, bis zum Verschwinden jeder sauern Reaction wieder aus, so wird es von frisch auf dem Objectträger bereiteter wasserhaltiger Iodtinctur nicht gebläuet, wohl aber tritt die Bläuung ein, wenn nur eine Spur Schwefelsäure, oder Iodwasserstoff, oder Iodkalium mit der Iodtinctur an das Präparat gebracht wird. Die gequollene Membran wird durch Iodlösung allein zwar nicht blau gefärbt. Aber ganz geringe Mengen assistirender Substanzen, welche auf die nicht gequollene Membran ohne alle Einwirkung geblieben sein würden, rufen die blaue Färbung hervor.

Verweilen vollkommen trockene vegetabilische Membranen längere Zeit in einem von Ioddämpfen erfüllten geschlossenen Raume, so lagern sie Ioddämpfe ein und färben sich braungelb bis dunkelbraun. Durch Quellungsmittel künstlich gelockerte, dann ausgewaschene und getrocknete Membranen nehmen grössere Mengen von Iod in gleicher Zeiteinheit auf, als Membranen derselben Art, welche nicht gequollen waren. In verdünnter Schwefelsäure gequollene, und nach Auswaschung getrocknete Baumwolle, die mit Stücken von Iod und von geschmolzenem Chlorcalcium gleichzeitig mit frischer Baumwolle in eine Glasflasche eingeschlossen wurde, färbte sich tiefbraun; die frische Baumwolle nur blass braungelb. Die mikroskopische Beobachtung zeigt an satter gefärbten Membranen mit völliger Deutlichkeit, dass die Färbung nicht von der Anlagerung einer dünnen Iodschicht auf die Aussen- oder Schnittflächen herrührt, sondern dass der nämliche Farbenton gleichartig die ganze Wanddicke durchdringt. Die Affinität der Ioddämpfe zur trockenen Zellhaut ist eine sehr geringe. Bei Wasserzusatz tritt augenblicklich Entfärbung des Präparats ein (so bei tiefbraun gefärbten, gequollen gewesener Baumwolle), welche nur bei Membranen, die schon bei Anwesenheit äusserst geringer Mengen assistirender Körper mit Iod sich bläuen, nach einiger Zeit in Bläuung übergeht. So sah ich z. B. die Zellhäute von trockenen Durchschnitten aus Kotyledonen von Hymenaea courbaril, welche 24 Stunden lang Ioddämpfen ausgesetzt gewesen waren, und deren Zelleninhalt dabei eine tief braune, deren Zellmembranen eine sehr leichte gelbliche Färbung angenommen hatten, auf Wasserzusatz farblos werden. Nach 40 Secunden schon trat aber an einzelnen Stellen des Präparats Bläuung ein, von da aus rasch sich verbreitend. Die Imbibitionsflüssigkeit des Präparats reagirte jetzt deutlich sauer. Nach 5 Minuten verschwand allmälig die Bläuung, und mit ihr die saure Reaction. Das auf dem Objectträger befindliche Wasser hatte offenbar die geringe Menge neu gebildeten Iodwasserstoff aus der Membran ausgezogen. Auflegung von Iodsplittern und Behandlung mit frischer Iodtinktur stellten die Blaufärbung nicht sofort wieder her.

Cuticularisirte oder stark verholzte Zellmembranen werden durch Behandlung mit Iod und einem der assistirenden Körper nicht blau, sondern gelb gefärbt.

1) v. Liebig in Ann. Ch. u. Pharm. 1842, p. 305. 2) Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai.

Die Färbung ist um so entschiedener gelb, je vollständiger die Cuticularisirung oder die Verholzung einer Membran oder Membranlamelle ist. Zellhäute oder Zellhautschichten, deren chemische Constitution von derjenigen der reinen Cellulose nicht weit abweicht, erhalten bei Behandlung mit Iod und einem energisch Quellung erregenden assistirenden Körper Mischfarben zwischen Gelb und Blau. — Wie in der chemischen Zusammensetzung, so zeigen auch in diesen mikrochemischen Reactionen die verschiedenen Schichten oder Stellen einer und derselben Membran die beträchtlichsten Verschiedenheiten. Dickwandige Zellen innerer Gewebe widerstehen gemeinhin in ihren äussersten und inneren Schichten der Bläuung hartnäckiger, als in der mittleren; Epidermiszellen bläuen am schwierigsten die Cuticula im engsten Sinne; von dieser nach Innen nimmt die Leichtigkeit der Bläuung der Membranschichten rasch zu. — Die Behandlung mit denselben Reagentien, welche aus den Membranen alter Gewebe einen Rückstand reiner Cellulose darstellen (S. 246), verleihet auch den am stärksten cuticularisirten oder verholzten Membranschichten die Fähigkeit, mit Iod sich leicht zu bläuen. Cuticularisirte Epidermis- und Korkzellenmembranen erhalten dieses Vermögen am leichtesten durch länger dauernde Maceration in kalter Kalilauge; die am stärksten der Einwirkung der Schwefelsäure widerstehenden Lamellen dickwandiger Zellen innerer Gewebe, insbesondere der Holz und Bastzellen, durch lange Maceration oder kurzes Kochen in Salpetersäure, oder durch Maceration in einem Gemenge von Salpetersäure und chlorsaurem Kali. So lässt sich auch auf mikrochemischem Wege die Cellulose als der Grundbestandtheil aller vegetabilischen Membranen nachweisen[1].

Die äusserste Lamelle von Epidermiszellenmembran, die Cuticula im engsten Sinne, verhält sich selbst nach ziemlich langer Maceration in Kalinoch abweichend: sie färbt sich gelb[2]. Aber auch diese äusserste Lamelle der Epidermiszelle der Blätter von Hoya carnosa, Orchis Morio sah ich in Iodkaliumiod deutlich sich bläuen, wenn die Maceration bei Luftausschluss und in bisweilen erneueter Kalilauge etwa 3 Wochen lang fortgesetzt worden war[3]. Die zuvor sich nicht bläuenden Schichten quellen bei diesem Verfahren etwas auf; auch sieht man, dass aus denselben viele kleine Tröpfchen einer zähen Flüssigkeit austreten, welche mit der Kalilauge sich nicht mischt, und durch Iod gelb gefärbt wird[4]. Zellen alten Markes, dickwandige Parenchymzellen, Bastzellen und Holzzellen aller Art, Gefässzellen erlangen die Bläuungsfähigkeit leicht durch lange fortgesetzte Maceration in verdünnter, oder bequemer durch kurzdauerndes Kochen in mässig concentrirter Salpetersäure. Auch bei dickwandigen Parenchym- und Bastzellen, und noch ausgeprägter bei Holzzellen widersteht eine äusserste Schicht der Membran sehr hartnäckig, dem Einflusse der Säure. Aber eine etwas länger fortgesetzte Einwirkung derselben macht diese äusserste Lamelle (Cuticula der Holzzellen Harting's) auch in solchen Präparaten bläuungsfähig, in denen sie zuvor mit Iod und einem der assistirenden Stoffe sich nur gelb färbte[5]. Noch kräftiger wirken Königswasser, sowie eine gesättigte Lösung von chlorsaurem Kali in rauchender Salpetersäure. Nach mehrtägigem Liegen in ersterer bläut sich auf Zusatz von Iod und Schwefelsäure die mittlere, cuticulare Schicht der Sporenmembran von Spirogyra jugalis Kütz.[6]. Eine achttägige Maceration in letzterer ertheilt allen Theilen der Zellenmembranen des Holzes von Coniferen, namentlich auch des Taxodium distichum, die Fähigkeit mit Iod und Schwefelsäure sich zu bläuen. — Eine Ausnahme von der gewöhnlichen Reaction der Cuticula bietet die der Samen von Linum usitatissimum. Sie färbt

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847. 2) Derselbe in Bot. Zeit. 1847, p. 504.
3) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, 21, Anm.
4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 499. 5) Derselbe in Bot. Zeit. 1847, p. 504, 548.
6) Pringsheim in Flora 1852, p. 471.

sich mit Lösung von Iod in Iodkalium graublau[1]). Eine noch auffallendere Ausnahme von der Reaction auf Iod anderer Zellmembranen zeigen die darauf untersuchten Fleischpilze, Basidiosporeen wie Ascomyceten: sie lassen sich mittelst Iods und eines assistirenden Körpers nicht blau färben[2]). Viele der unter der Bezeichnung der Schimmelpilze zusammengeworfenen Pflanzenformen verhalten sich ähnlich. Doch bläuen sich die Zellmembranen von Saprolegnieen und Peronosporeen leicht durch Iod und Schwefelsäure[3]). Einige Zellhäute werden im Moment des Entstehens durch Iod im Gemenge mit anderen Körpern nicht gebläuet, während nach einiger Zeit dasselbe Mittel die Blaufärbung mit Leichtigkeit in ihnen hervorruft. Die sackförmige Membran, welche von der austretenden Schwärmspore eines Oedogonium oder einer Bulbochaete sich abhebt, lässt sich zunächst durch Chlorzinkiod nicht blau färben; später sehr leicht[4]). Die ganz junge Membran der Spore von Equisetum limosum wird durch Chlorzinkiod gelb gefärbt, später blau; noch später verschwindet die Fähigkeit der Bläuung in den äusseren Schichten wieder[5]). Die ganz junge Membran der Tetraden des Phajus Wallichii wird durch Chlorzinkiod gelb gefärbt; wenig später erscheint sie in eine Cuticula und eine innere, mit Chlorzinkiod sich bläuende Schicht differenzirt[6]). So auch die junge und die ausgebildete Innenhaut des Pollens von Mirabilis longiflora[7]).

»Zur Bläuung der Zellmembran durch Iod ist nothwendig, dass dieselbe nicht nur die richtige physikalische und chemische Beschaffenheit besitze, sondern auch, dass ausser dem färbenden Iod eine der assistirenden Verbindungen anwesend sei. Die letzteren bewirken eine gewisse Beschaffenheit der Molecularconstitution, sei es rücksichtlich der Anordnung der kleinsten Theilchen, sei es rücksichtlich der Vertheilung ihrer wirksamen Kräfte, wodurch die Einlagerung der Iodtheile mit blauer Farbe bewirkt wird. Auf die Blaufärbung üben die Iodverbindungen als assistirende Medien eine specifische Wirkung aus. Es ist wahrscheinlich, dass Chlorzink, Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht selber es sind, welche die Blaufärbung durch Iod verursachen, sondern dass unter ihrer Mitwirkung sich erst Iodwasserstoff bildet, entweder durch Zersetzung von Alkohol, wenn Iodtinctur angewendet wird, oder durch Zersetzung irgend einer organischen Verbindung. . . . . Es sind dies weiter nichts als Vermuthungen. Für die Theorie der Wirkungsweise des Iod wäre es wohl der Mühe werth, wenn ein Chemiker durch Versuche die Frage zur Entscheidung brächte, welche chemische Verbindungen anwesend sein müssen, um die Einlagerung des Iod mit blauer Farbe in die Zellmembranen zu veranlassen«[8]).

Desorganisation der Zellhaut durch chemische Umsetzung. In zahlreichen Fällen der Anhäufung von Stoffen, welche der Vegetation nicht weiter dienen, im Innern von Zellen verlieren die Häute solcher Zellen ihre eigenartige Structur, und es geht ihre Substanz in die Masse des in den Zellräumen angesammelten Stoffes von fremdartiger chemischer Zusammensetzung ein. Es werden durch Verflüssigung der Wände ganzer Zellengruppen intercellulare Räume gebildet, welche von dem fremden Körper erfüllt sind. Verbreitet ist dieser Vorgang bei der Häufung ätherischer Oele und der aus ihnen entstandenen, in ihnen gelösten Harze in bestimmten Theilen lebender Pflanzen; minder verbreitet bei der Bildung von Viscin im Inneren von Zellen.

1) Hofmeister a. a. O. 2) Schacht, Pflanzenzelle, p. 143 ff.
3) Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, Tf. 46, f. 16.
4) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 28. 5) Hofmeister in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 285.
6) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. Wiss. 7, p. 650. 7) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 117.
8) Nägeli a. a. O., vorletzte Seite der Abhandlung.

Mit Leichtigkeit und Sicherheit ist dieses Verhältniss an den vielzelligen Haaren (sogen. Drüsen) der Blattorgane der Blüthen von Dictamnus albus zu constatiren; besonders an den Haaren der Aussenseite des Fruchtknotens. Diese Organe, theils von langgezogener Keulenform, theils verkehrt eyförmig, sind in der Jugend Massen aus gleichartigem Zellgewebe, durch und durch aus polygonalen, isodiametrischen, zartwandigen Zellen aufgebaut. In den inneren Gewebzellen des oberen, dickeren Endes dieser Haargebilde tritt zeitig eine grosse Anzahl sehr kleiner Tropfen ätherischen Oels auf. Die Masse und Grösse dieser Tropfen nimmt zu. Bald erscheinen die Zellwände der Mittelgegend des Endstücks verflüssigt, die Oeltröpfchen fliessen zu grösseren Tropfen zusammen. Die Verflüssigung der Zellwände schreitet nach der Peripherie hin vor; bald nach dem Abfallen der Corolle sind nur die zwei bis vier Zellschichten zunächst unter der Aussenfläche des Haarendes noch intact. Sie umschliessen einen relativ grossen Hohlraum, welcher einen umfangreichen Oeltropfen und etwas schleimig-wässerige Flüssigkeit enthält[1]). — Aehnlich ist der Hergang bei Bildung der Harzbehälter in chlorophyllhaltigen Theilen und im Holze der Coniferen. Die Harzgänge in der Rinde und in den Blättern des Podocarpus salicifolius »entstehen durch Erweiterung einzelner senkrechter Zellenreihen und Aufsaugung ihrer wagrecht sich berührenden Wände«[2]). Auf im Sommer gefertigten Querdurchschnitten von Astknospen der Pinus Laricio Poir., welche zur Entfaltung im nächsten Frühlinge bestimmt sind, erkennt man deutlich, dass die Anlagen der künftigen Harzgänge, soweit sie nicht bereits vollständig ausgebildet sind, aus Strängen von Zellen, auf dem Querschnitt 2—5 an der Zahl bestehen; — diese Zellen enthalten Balsam in Gestalt vieler kleiner Tröpfchen. In dem die balsamhaltigen Zellstränge umgebenden Gewebe ist wiederholte Zelltheilung durch Scheidewände erfolgt, welche zu den werdenden Harzgängen tangental stehen. Indem die Wände der Zellen des balsamhaltigen Stranges sich verflüssigen, entsteht der Harzgang. — Auch die Harzbehälter im Holze der Fichten und Föhren, z. B. von Pinus Strobus, sind in der Jugend Gruppen zartwandiger Holzzellen, die mit Balsam sich füllen, und darauf durch Verflüssigung ihrer Wände zu einem gemeinsamen Hohlraume zusammentreten[3]). Bei Pinus Picea L. häuft sich Harz in Holzparenchymzellen an, welche zuvor Amylum enthielten. Wo solche Zellen in Gruppen oder Strängen beisammen stehen, pflegt Verflüssigung der Berührungswände der harzhaltigen Zellen einzutreten; so erfolgt die Bildung einer Harzhöhle oder eines Harzganges[4]). — Auch andere Harze, wie Copal, Stocklack u. s. w. geben durch das nicht seltene Vorkommen eingeschlossener, zum Theil in Harz übergegangener Gewebetheile der Stammpflanzen zu erkennen, dass die Substanz von Zellwänden in die Masse des Harzes eingetreten ist[5]). Einen ähnlichen Erfolg hat die Häufung des Gehalts der Pflanzenzellen an Viscin. Bei Bildung der Caudicula und Retinaculae der Ophrydeen tritt in den relativ grossen dickwandigen Zellen eines Gewebstranges, welcher vom unteren Ende jedes Antherenfaches bis an das stumpfe vorgezogene untere Ende jeder Antherenhälfte herabreicht, eine viscinähnliche Substanz in zahlreichen kleinen Tropfen auf. Zwei Gruppen ähnlicher kleinerer Zellen differenziren sich im Innern des Rostellum vom übrigen Gewebe. Bald beginnt eine, von Aussen nach Innen fortschreitende Verflüssigung der Membranen dieser Zellen. Die Zellen vereinzeln sich leicht. Endlich zerfliessen die Zellwände völlig; der viscinartige Inhalt tritt zu Massen von bestimmter, nach der Höhlung der angränzenden Gewebe sich modelnder Form zusammen. Der Inhalt jeder der unteren Verlängerungen der Antherenhälften wird zu einem Strange, der in Folge Austrocknens der umgebenden Gewebe eine geringe, aber sehr vollkommene Elasticität erlangt, der Caudicula; der Inhalt der verflüssigten Zellen des Rostelluminneren zu einem Ballen von Viscinsubstanz, welcher durch Flüssigkeitsaussonderung des von Unten ihm angränzenden Gewebes dauernd feucht und klebriger halten wird, dem Retinaculum. Wenn durch Austrocknen der Antherenwand und der zur Anthere gewendeten Gewebschicht der Aussenfläche

1) Der fertige Zustand ist von Meyen geschildert: Secretionsorg. d. Pfl. p. 36.
2) Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, p. 138.
3) Meyen, Secretionsorgane der Pfl. p. 20.
4) Dippel in Bot. Zeit. 1863, p. 258.
5) Wigand, in Pringsh. Jahrb. 3, p. 164.

des Rostellum diese zerreissen, berührt das untere Ende jeder Caudicula die obere Fläche eines Retinaculum, und heftet sich dieser an[1]).

In den Zellen schon des unbefruchteten und des eben befruchteten Germen von Viscum album und Loranthus europaeus ist viel Viscin in Gestalt sehr zahlreicher kleiner sphärischer Ballen aus zähe schleimiger Substanz enthalten. Während der Reifung nimmt die Menge des Viscins mit der Grösse der Zellen der Fruchtwand zu, — bei herannahender Reife geht die Substanz der Wände vieler Zellen des inneren Gewebes der Fruchtwand in den klebrigen zähen Brei über, zu welchem die Gewebmasse zwischen Epicarpium und Samen sich umgestaltet. — Bei anderen Loranthaceen und bei einigen Santalaceen werden die Wände der Zellen bestimmter Gewebsgruppen der Fruchtwand nur excessiv quellungsfähig: drei Gruppen zu dendritischen Verzweigungssystemen zusammen geordneter Zellen bei Myzodendron[2]); eine einfache Schicht langgestreckter Zellen unter dem Epicarpium bei Lepidoceras[3]).

Nach einer Richtung hin fallen diese Vorgänge unter den nämlichen Gesichtspunkt, wie die im § 29 (S. 234) besprochene Auflösung fester Zellmembranen in und zu gummiartigen Substanzen. Und es gilt von ihnen das dort schon hervorgehobene: wohl geht die Substanz der Zellmembranen mit ein in die des ätherischen Oeles, des Terpentins, des Viscins. Aber diese Stoffe entstehen nicht als solche aus den Zellhäuten[4]).

Wie es sich mit der Umwandlung von Zellmembranen zu Wachs verhält, welche Karsten von den Epidermiszellen des Stammes von Klopstockia cerifera[5]) und der Cuticula der Früchte von Myrica caracasana beschreibt[6]), darüber kann erst die zur Zeit noch unbekannte Entwickelungsgeschichte dieser Organe Aufschluss geben.

§ 31.

Verbindung der Zellen zu Geweben.

Wo neu entstandene, jugendliche Zellmembranen sich gegenseitig dicht berühren, da verschmilzt die gleichartige Substanz derselben zu einer homogenen Platte. Die Verbindung ist eine so innige, dass sie durch mechanische Mittel nicht aufgehoben werden kann. Bei nachträglicher Differenzirung auf solche Weise verwachsener Zellmembranen in Schichten verschiedener Beschaffenheit wird eine aus den äussersten Lamellen beider einander berührenden Zellhäute bestehende, gemeinsame Platte gleichartiger Beschaffenheit gebildet, in deren Mittelebene, dem Auge nicht erkennbar, die ursprüngliche Berührungsfläche beider Zellmembranen verlauft. Diese Verhältnisse treten ein ebensowohl zwischen Zellmembranen, welche bereits im Momente der Ausscheidung aus protoplasmatischem Zellinhalte in allen Punkten einander berühren, — wie dies bei der Scheidewandbildung in Mutterzellen, der Fächerung ihres ganzen Innenraumes in mehrere die Mutterzelle gleich von Anfang an ausfüllende Tochterzellen geschieht — als auch zwischen Zellen, die ursprünglich frei in Folge von Wachsthumsvorgängen weiterhin mit einander in Berührung treten; unter Umständen auch dann, wenn im Zeitpunkte des Beginns des Contacts die Zellen bereits feste, der Einwirkung von Wasser dauernd widerstehende Zellen besitzen.

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 652.
2) J. D. Hooker, Flora antarctica 2, Tf. 104.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, p. 552.
4) Wie Karsten und Wigand an den S. 234 citirten Stellen darzuthun gesucht hatten.
5) Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, p. 39. 6) Bot. Zeit. 1857, p. 314.

Die Scheidewände, welche in sich theilenden Mutterzellen auftreten, stellen sich auf dem Durchschnitt senkrecht zur Fläche stets als homogene Platten dar, mögen sie allmälig, durch Ausscheidung von fest werdender Membransubstanz, welche der Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu Tochterzellen begleitet, entstanden sein, oder durch plötzliche Erhärtung einer, zwei Primordialzellen trennenden Lamelle aus zunächst noch weicherem, mit Wasser zerfliessendem Stoffe. Kein optisches Hülfsmittel, kein chemisches Reagens vermag eine Zusammensetzung dieser Membran aus zwei besonderen Platten nachzuweisen. Die Homogeneität der neu gebildeten Wand erhält sich unter Umständen ziemlich lange, bis nach merklicher Dickenzunahme der Membran, z. B. im jungen, frisch aus dem Cambium hervorgegangenen Holze von Coniferen in den tangental stehenden Längswänden[1]. Tritt dann Differenzirung der Membran in Schichten ein, so wird stets eine mittlere, beiden Zellen gemeinsame Membranlamelle wesentlich homogener Beschaffenheit zwischen paarigen, je einer der Zellen für sich angehörigen Lamellen ausgebildet. Die Gränzen fest verbundener Zellen eines Gewebes sind nicht direct sichtbar. Auf dem Durchschnitt des Gewebes stellen sie sich dar als die idealen Mittellinien von Streifen, welche durch zwei parallele Linien, die Innengränzen der peripherischen Lamellen der beiden Zellwände, begränzt sind[2] (vgl. z. B. die Fig. 48. S. 175). In den Berührungskanten zwischen drei oder mehr Zellen sind die mehr als einer Zelle gemeinsamen äussersten Schichten selbstredend dicker als zwischen nur zwei Zellen. An diesen Orten geht häufig (z. B. im Holzgewebe der Coniferen und vieler Laubhölzer, im dickwandigen Rindengewebe vieler gestreckter Zellen, im Parenchym der Kotyledonen vieler Leguminosen) in der gemeinsamen Schicht eine Differenzirung der Substanz in drei- oder mehrkantige Balken die in den Achsen der Berührungskanten verlaufen, und in dünnere Platten vor sich, welche von aussen diese Balken begleiten. Beide unterscheiden sich durch abweichendes Lichtbrechungsvermögen, abweichende mikrochemische Reactionen und durch verschiedenes Widerstandsvermögen gegen auflösende Reagentien. Jene differenzirten Massen von Form kantiger, in den Berührungskanten von drei oder mehr Zellen des Holzes von Coniferen und Dikotyledonen verlaufender Balken werden von Schwefelsäure gar nicht angegriffen[3]. Sie nehmen bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure an Präparaten, die einige Zeit lang in Salpetersäure gekocht wurden, die blaue Färbung noch nicht an, während diese in den jene Balken einschliessenden Platten der äussersten Membranlamellen schon eintritt[4].

Die Verbindung ursprünglich frei entstandener Zellen zu geschlossenen Geweben ist dann nicht wesentlich von derjenigen verschieden, welche aus der Scheidewandbildung in den Mutterzellen hervorgeht, wenn die freien Zellen noch in primordialem Zustande dicht aneinanderlagern, und wachsend durch gegenseitigen Druck sich polygonal gestalten, so dass sie in allen Punkten der Gränzflächen einander berühren. Tritt dann die Erhärtung der Zellmembran ein — wie bei Entwickelung von Endosperm durch freie Zellbildung (S. 116), — so sind die festen Membranen zunächst je zwei Nachbarzellen nothwendig gemeinschaftlich. Das mikroskopische Bild des Durchschnitts auch aus Zellen mit lamellösen Membranen bestehender solcher Gewebe ist in dem hier in Frage kommenden Punkte denn auch demjenigen vegetativer Gewebe gleichartig. Die Mittellamelle jeder, zwei Zellenhöhlen trennenden Wand ist beiden Zellen gemeinsam (leicht zu constatiren an jedem dünnen Durchschnitte reifen Endosperms einer Iridee, Liliacee, Palme). Aber auch wenn die vereinigten Zellen schon vor dem

1) Unger in Bot. Zeit. 1847, Tf. 5, f. 1, 2, 5.

2) Dieses ganz allgemein verbreitete Verhältniss wurde zuerst durch Hartig mit Nachdruck hervorgehoben (Beitr. z. Entwickelungsgesch. Berlin 1843, p. 8), und seitdem allseitig anerkannt (vgl. namentlich v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 338).

3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 548. 4) Derselbe, ebendaselbst.

Google

Zusammentritt dem Wasser widerstehende Membranen besassen, kommt die gleiche Erscheinung zu Stande. So bei dem Anwachsen der erhärtenden Membran der Ansatzflächen der Keimbläschen der Phanerogamen an die Innenwand des Embryosacks, bei der Verwachsung der Hyphen (gegliederten Zellfäden) der complicirter gebauten Pilze[1]) und der Flechten. Wenn auch bei letzteren die Apposition der in parallelen Richtungen wachsenden Hyphen oft eine so nahe ist, dass ein Bündel derselben auch an den jüngsten Enden den Eindruck einer geschlossenen Gewebemasse macht[2]), so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass der Analogie mit jüngeren Entwickelungszuständen derselben, und mit allen Entwickelungszuständen verwandter Formen nach die Thallusbildung auch von Usneen, Rhizomorphen u. s. w. aufzufassen ist, als das Zusammentreten und Verwachsen von einander ursprünglich freier Zellreihen. Die Verbindung dieser Zellreihen unter einander ist analog dem Anwachsen befruchteter (oder in seltneren Fällen unbefruchteter) Keimbläschen an der Wand des Embryosackes von Phanerogamen. Wo an diesen Verwachsungsstellen Andeutungen eines lamellösen Baues erkannt werden können, da ist die Mittellamelle eine unpaare, den Keimbläschen, beziehendlich der obersten Zelle des Embryoträgers, und dem Embryosacke gemeinsame[3]). Das Gleiche gilt von der Verwachsung der Membran der peripherischen Endospermzellen mit derjenigen des Embryosacks bei Irideen, Liliaceen, Polemoniaceen u. s. w.

Sehr wahrscheinlich bestehen ähnliche Verhaltnisse zwischen der zu Tafeln oder hohlen Netzen familienweise vereinigten Zellen der Hydrodictyeen (Hydrodictyon, Pediastrum, Coelastrum), die an den Berührungsflächen je zweier Zellen eine beiden gemeinsame, bei Hydrodictyon hoch cuticularisirte Mittellamelle der Wand zeigen. Die vorliegenden Angaben über Entwickelung der Netze sprechen sich indess nicht darüber aus, ob die Zellen vor dem Zusammentreten zu Familien schon feste Zellhäute besitzen oder nicht. Nach den Abbildungen A. Braun's (Verjüngung, Tf. 2) scheint aber das Erstere ausser Zweifel.

Ursprünglich getrennt gewesene vegetative Zellen, auch solche die verschiedenen Organen und selbst verschiedenen Individuen angehören, verwachsen bei Berührung mit den Aussenflächen ihrer Wände, dafern diese von gleicher oder annähernd gleicher Beschaffenheit sind; — eine Uebereinstimmung, welche vorzugsweise unter jugendlichen Zellen oder Gewebsmassen besteht.

Sehr viele der Verwachsungen differenter Organen derselben Pflanze, z. B. die meisten Verwachsungen von Blüthentheilen der Phanerogamen, beruhen ganz vorwiegend auf intercalarem Wachsthume und intercalarer Zellvermehrung innerhalb der gemeinsamen, durch Wachsthum des tragenden Organs erhobenen Basis zweier verwachsenden Organe: so die sogenannte Anwachsung des Kelchs an den Fruchtknoten epigyner Blüthen; — oder auch intercalarer Zellvermehrung innerhalb einer sehr kleinen Stelle einer sehr frühe erfolgten wirklichen Verwachsung, so die der Staubfaden der Primulaceen mit der Corolle. Aber auch die Verwachsung ausgebildeter Gewebmassen mit festen Wänden auf weite Strecken hin hat in diesem Gebiet zahlreiche Beispiele: die Verwachsung des Ovulum — einer flach kegelformigen Zellenmasse — mit der Innenwand des einfacherigen Germens der Loranthaceen; die Verwachsung der Spalte des Karpells der monomeren Pistille wie derer von Berberideen, Nyctagineen u. s. w.[4]). Vollständigst ist endlich auch die Verwachsung zwischen den Geweben parasitischer Gefasspflan-

1) Schmitz in Linnaea 17, p. 417. 2) Schwendtner, in Nägeli's Beitr. z. Bot. 2, p. 109 ff.

3) So z. B. bei Viscum album: Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, Tf. 7, f. 6, Tf. 8, f. 3—5; — Crocus (dieselbe Abh. 7, Tf. 24, f. 3; in dieser Abbildung ist die Führung des einen Contour beim Stiche nicht gelungen).

4) Näheres über diesen weitschichtigen Stoff in Bd. 3 unseres Buches.

Digitized by Google

zen und denjenigen der sie ernährenden Gewächse, z. B. zwischen dem Holze von Viscum album und Pyrus malus, dem Parenchym von Cytinus hypocistis und Cistus salvifolius. Wo dickwandigere Zellen des Parasiten dickwandigeren der Nährpflanze angränzen, da ist die Mittellamelle der Wand den beiden benachbarten Zellen ebenso gut gemeinsam, wie z. B. in der Rindenschicht eines Endocarpon, dem Fruchtlager einer Physcia, der Volva eines Geaster, der Rinde eines Tuber. Das Gleiche gilt von den Verwachsungsstellen der Embryonen von Polypodiaceen mit der Innenfläche der durch Wachsthum sich vergrössernden Centralzelle der befruchteten Archegonien. Die Mittellamelle lässt sich hier durch Maceration zarter Durchschnitte in Schwefelsäure isolirt darstellen[1]).

Der Zusammenhang zwischen den Aussenflächen der Membranen von Zellen, welche in Folge successiver Theilung einer Mutterzelle oder einer Gruppe bereits verbundener Mutterzellen zu geschlossenem Gewebe vereinigt sind, kann zwar durch keine gewaltsame, plötzliche Zerrung oder Dehnung, durch kein chemisches Reagens, welches nicht (wie die Schultze'sche Macerationsflüssigkeit) die äusseren Schichten der Zellhäute verflüssigt, aufgehoben werden. Wohl aber trennen sich die innigst verbunden gewesenen Aussenflächen der Zellhäute häufig, stellenweise oder vollständig, in Folge ungleichen Flächenwachsthums der Membranen selbst. Die Zunahme der Flächenausdehnung setzt die bis dahin gemeinsame Mittellamelle in Spannung, sie spaltet sich in zwei oder mehrere Blätter; diese strecken sich und es entsteht zwischen ihnen eine Lücke, ein **Intercellularraum**.

Eine solche Steigerung des Flächenwachsthums kann auf einem umgränzten Raum der Granzfläche zweier Zellen stattfinden. Dann entsteht ein linsen- oder spaltenförmiger Raum inmitten der bis dahin beiden Zellen gemeinsamen Membran oder Membranlamelle. Dieser Fall ist nicht häufig; am verbreitetsten bei der Bildung der Spaltöffnungen der Gefässpflanzen. Bestimmte Zellen der Epidermis junger Organe theilen sich durch eine auf der Epidermisfläche senkrechte, mit dem grössern Durchmesser der Zelle zusammen fallende Wand. Diese Wand ist zunächst eine einfache, beiden Tochterzellen gemeinsame Lamelle. Sie spaltet sich in ihrem mittleren Theile in zwei Blätter, indem von der Aussen- und Innenfläche der Epidermis her eine immer tiefer eindringende Spalte sich bildet. Beide Spalten begegnen sich inmitten der Membran, und so entsteht ein spaltenförmiger, von den zuvor plan gewesenen Membranen beider Zellen begränzter intercellularer Gang[2]), sichtlich durch gesteigertes Flächenwachsthum der beiden Membranen der während dieses Vorgangs nach allen Dimensionen wachsenden Zellen; durch ein Wachsthum, welches von beiden Flächen der Epidermis aus nach deren Mitte vorschreitet. — Ist die Cuticula der Epidermis bei Beginn der Bildung des Spaltes schon angelegt, so wird sie einfach durchrissen, dann aber auf den Spaltöffnungszellen selbst neue gebildet[3]). Als ein weiteres Beispiel seien die Zellen genannt, welche die queren Diaphragmen der Lufthöhlen im inneren Gewebe des Schaftes von Scirpus lacustris bilden. Sie bilden zwischen ihren Seitenwänden intercellulare Räume von Form niederer Ellipsencylinder[4]). Weit häufiger erfolgt ein derartiges Auseinandertreten der gemeinsamen Lamelle von Nachbarzellenwänden innerhalb der Berührungskanten dreier oder mehrerer Zellen. Dies ist der gemeine Fall des Auftretens intercellularer Räume. Sind sie eng, so stellen sie innerhalb des sie enthaltenden Gewebes ein zusammenhängendes Netz zwischen den Commissuren von drei oder mehr Zellen verlaufender, im Querschnitt drei- oder mehrkantiger Kanäle dar (so z. B. in der inneren grünen Schicht der Rinde der meisten Dikotyledonen, der Rinde aller Wurzeln, mit

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 614, die Lamelle ist dort »der die Aussenflächen der beiderlei Zellen verbindende Kitt« genannt.

2) v. Mohl in Linnaea 12, p. 544, und verm. Schr., p. 252.

3) Beobachtet an Blättern von Galanthus nivalis.

4) Meyen, Syst. d. Pflanzenphysiol. 1, Tf. 2, f. 2, 4, 9, 10.

Ausnahme der mit einer Hülle von Spiralfaserzellen versehenen). Erlangen sie beträchtlichen Umfang, so verleiht ihre Ausbildung den Zellen, zwischen welche sie sich einschieben, eine strahlige Gestalt: eine unregelmässig strahlige in dem schwammigen Gewebe der Unterseite sehr vieler Blätter; eine sehr regelmässig sechsstrahlige in dem lufthaltigen weissen Gewebe der Blüthenschäfte von Scirpus lacustris, der Blätter und Blüthenschäfte von Juncus conglomeratus und verwandter[1]).

Unter Umständen treten selbst ganze Flächen von Zellen aus dem Zusammenhange, indem innerhalb der Wände von Zellen, welche rings diese Zellenflächen umgränzen, in der Richtung senkrecht zur Trennungsfläche ein beträchtliches Flächenwachsthum der Membranen eintritt. So entstehen sehr grosse, meist ihrer Hauptausdehnung nach von ebenen Flächen begränzte Hohlräume, häufig von parallelopipedischer Gestalt. Dies die Entstehung der grossen, mit Gasen gefüllten Lücken im Gewebe von Blättern, Blattstielen und Stängeln von Wasser- und Sumpfpflanzen, der Athemhöhlen unter den Spaltöffnungen der Gefässpflanzen. — Ganz anders ist der Hergang der Bildung der grossen cylindrischen Hohlräume in den Stängelgliedern der Equiseten, der meisten Gräser, Sileneen und Umbelliferen. Die Zellen des Markes, der axilen von den in einen Ring gestellten Gefässbündeln eingeschlossenen Gemebmasse der Stängelglieder bleiben frühe schon in dem Flächenwachsthum der Wände zurück hinter den Zellen der seitlich sie umhüllenden und der von oben und unten ihnen angränzenden Gewebmassen der Stängel. Die Verlangsamung des Wachsthums ist zunächst am geringsten in den Berührungskanten von je drei und mehr Zellen; hier bilden sich intercellulare Räume, vorläufig enge. Das Wachsthum der Markzellen erlischt mehr und mehr, während die Flächenzunahme der rasch wachsenden, die lufthaltige Gewebmasse einschliessenden Gewebe auf dieses nach allen Richtungen, — zuvörderst bei vorzugsweise raschem Dickenwachsthum der Internodien in den transversalen Richtungen — zerrend und dehnend wirkt. Die Zellen treten längsreihenweis zunächst seitlich aus dem Zusammenhange, sie erscheinen in unregelmässige Längsreihen geordnet. Später, bei der plötzlichen Beschleunigung des Längenwachsthums der Internodien, zerreissen auch diese Längsreihen, sie sind zunächst in ungleich langen Fragmenten den Diaphragmen aus festverbundenem, dauernd gewachsenen Gewebe angeheftet, welche innerhalb der Knoten den Stängel quer durchsetzen. Später vertrocknen sie. Die axile Lufthöhle hat dann völlig glatte Seitenwände, und ziemlich glatte Decke und Boden.

Dieser Entwickelungsgang lässt sich mit grösster Leichtigkeit an austreibenden Knospen von Equiseten, z. B. von Eq. limosum im Frühlinge verfolgen. — Man könnte von vorn herein zu der Vermuthung neigen, intercellulare Räume würden allgemein durch passive Dehnung der Gewebe, innerhalb deren sie sich finden, durch gesteigertes Flächenwachsthum der umgebenden Gewebe gebildet. Dem widerspricht aber durchaus die Thatsache, dass die meisten, Intercellularräume enthaltenden Gewebe während und nach der Bildung dieser Räume sich in einem Zustand weit höheren Ausdehnungsstrebens befinden, als die sie umschliessenden, jener Räume entbehrenden Gewebemassen: so z. B. das noch saftreiche Mark jüngerer Zweige von Vitis vinifera, Sambucus nigra u. v. A. gegenüber dem Holzcylinder, der Rinde und der Epidermis; das schwammige Gewebe der Unterseite der Blätter vieler dikotyledoner Gewächse gegenüber der Oberseite; das chlorophyllhaltige Gewebe des Blattinneren von Liliaceen gegen-

1) Meyen, Syst. d. Pflanzenphys. 1, Tf. 2, f. 3—8; Unger, Grundz. d. Anat., Wien 1846, p. 20.

über der Epidermis u. s. w. (vergl. § 32). Schlagendes Beispiel für die Entstehung intercellularer Räume durch gesteigertes Flächenwachsthum von Membranen geben die zwischen den planen Wänden nur zweier Zellen sich einschaltenden Spaltöffnungen. Eine Entstehung derselben durch Dehnung und Zerrung der sie begränzenden Zellen ist gar nicht denkbar, denn die Spaltöffnungszellen sind auf allen Entwickelungsstufen sichtlich von höherem Turgor, als ihre Nachbarinnen.

Ein Auseinandertreten der bis dahin innig vereinigten Zellmembranen von Geweben in Folge örtlich gesteigerten Flächenwachsthums der beiden je einer Zelle angehörigen Lamellen der Scheidewände zweier Zellen ist ferner der Vorgang, auf welchem das Abfallen noch frischer, saftiger Pflanzentheile von den sie tragenden Organen beruht. Da, wo die Trennungsfläche sich bilden soll, füllt sich eine Schicht von Zellen — eine oder mehrere Zellenlagen — mit assimilirten Stoffen, eyweissartigen Substanzen und Amylumkörnern. Innerhalb dieser Platte aus Zellgewebe hebt Zellvermehrung an; es entstehen Scheidewände, welche der künftigen Trennungsfläche annähernd parallel sind. Diese Wände spalten sich, wölben sich halbkugelig gegen einander; das weitere, in seiner Hauptrichtung zur entstehenden Trennungsfläche senkrechte Wachsthum der Zellen dieser Trennungsschicht sprengt die Epidermis, zerreisst die Gefässbündel, und so fällt der abzuwerfende Theil von seinem Support ab. So bei dem herbstlichen Abfall vieler Laubblätter, beim Abfall in saftigem Zustande von der Pflanze sich trennender Corollen u. s. w.[1]).

Mechanische Dehnung, die künstlich, etwa mit der Hand, geübt wird, vermag in der Regel nicht den Verband zu Geweben verbundener Zellmembranen ohne Zerreissung zu lösen. Anders in vielen Fällen der sehr allmälig in Wirksamkeit tretenden Zerrung und Dehnung, welche beim Eintrocknen zuvor saftreicher Organe diejenigen Aufhebungen der Continuität hervorruft, auf denen das Aufspringen von Früchten, Antheren u. dgl. beruht; anders die ebenfalls allmälig wirksam werdenden Druckkräfte, welche vermittelst des Anschwellens eingeschlossener Gewebemassen festere Hüllen sprengen. In solchen Fällen erfolgt die Lösung des Zusammenhanges vielfach nicht durch Zerreissung von Zellen, sondern durch Trennung der zweien Zellen gemeinsamen Scheidewände innerhalb der Commissuralflächen der constituirenden beiden Lamellen. So z. B. beim Aufspringen von Antheren, der Sporangien der Equiseten, der Kapseln der Jungermannieen, bei dem Abwerfen der Deckel von Bryaceen; — und um Beispiele für den zweiten Fall anzuführen, bei der Ablösung der Klappen der Früchte der Arten von Impatiens von den nach Innen geschlagenen Theilen der Karpelle, bei dem Auseinandertreiben der Hälften der Steinschale von Juglans regia während der Keimung, der Abtrennung der Kalyptra von der Vaginula bei Laubmoosen, der Sprengung der Kalyptra von Jungermannieen.

Alle Intercellularräume enthalten entweder vom ersten Momente der Entstehung an nur Gas (so die Spaltöffnungen, die Räume zwischen den Zellen des dünnwandigen Parenchyms des Stammes von Pteris aquilina), oder zu Anfang wässerige, farblose und durchsichtige Flüssigkeit, und weiterhin Luft (so z. B. im Marke der Stämme von Vitis vinifera). Es ist ein seltener Fall, dass Membranen, welche intercellularen Räumen angränzen, centrifugales Dicken-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1860, p. 9.

wachsthum der Membran zeigen. Und wo es vorkommt, da beschränkt sich dieses Wachsthum auf eng umgränzte Stellen der Membran; es führt nur zur Hervorbringung wenig umfangreicher Vorsprünge, Rippen oder Knötchen. So auf den Spaltöffnungszellen von Equiseten noch an der Aussenöffnung des Kanals; auf den Sternhaaren in den Luftlücken der Nymphaeaceen. Es ist kein Fall bekannt, in welchem Zellmembranen, welche einem Intercellularraume angränzen, an ihrer ganzen Aussenfläche an Masse zunähmen, so dass sie den vorhanden gewesenen Intercellularraum ganz oder zum Theil durch feste Substanz ausfüllten. Eine Intercellularsubstanz — von Flüssigkeiten oder Gasen abgesehen, welche intercellulare Räume ausfüllen — existirt im Pflanzenreiche nicht.

Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass dickwandige Gewebe bei Untersuchung in Wasser und in gemeinem Lichte eine Differenzirung der Zellenscheidewände in eine sehr dicke, zweien Zellmembranen scheinbar völlig gemeinsame Mittelschicht, und relativ dünne, zu den einzelnen Zellhöhlen concentrische innere Schichten zeigen. Bei Anwendung minder vollkommener Instrumente wird dies Bild noch täuschender durch das scharfe Hervortreten eines breiten, die Gränze der Zellhöhle begleitenden Interferenzsaumes innerhalb des Durchschnitts der Membran. So in den dickwandigen Zellen der äusseren Rinde sehr vieler Dikotyledonen, wie z. B. Cucurbita, Sambucus, Chenopodeen; — so ferner in der Epidermis alter Cacteenstämme, z. B. des Cereus peruvianus; in den Endospermzellen mancher Leguminosen, wie Ceratonia Siliqua; Sophora japonica; in dem Zellgewebe der Stämme von Fucaceen. Solche dicke gemeinsame Mittelschichten der zwei Zellenräume trennenden Wände waren es, an welche die einst weit verbreitete Ansicht von dem Vorhandensein einer Intercellularsubstanz am längsten sich festhielt. Wo immer derartige Vorkommnisse die Untersuchung der Entwickelungsgeschichte gestatteten, da zeigte sich ausnahmslos, dass auf keiner Entwickelungsstufe von Flüssigkeit oder Gasen erfüllte Hohlräume zwischen den Zellen gefunden werden; dass vielmehr die Wand zwischen den Zellhöhlen stets continuirlich, und bis zur Erlangung ziemlich beträchtlicher Dicke auch homogen erscheint. Ein zarter Durchschnitt durch das wachsende Ende eines Stammes von Fucus vesiculosus oder serratus, eine Reihenfolge von Querdurchschnitten junger Internodien von Cucurbita Pepo oder Spinacia oleracea zeigt dies zur Genüge; die Erscheinung ist eine ganz allgemeine. Ferner aber lässt sich auch in solchen scheinbar gemeinsamen und homogenen Mittelschichten sehr häufig durch Anwendung wenig tief eingreifender Reagentien eine sehr dünne, wirklich bei den betheiligten Zellen gemeinsame Mittellamelle zur Erscheinung bringen, welche den gemeinhin vorkommenden in Aussehen und Dünne völlig entspricht. So in dickwandigen Rindenparenchymzellen von Spinacia oleracea nach einer 24stündigen Maceration in verdünnter Salzsäure oder Schwefelsäure [1]; in den Wänden der Endospermzellen von Sophora japonica schon nach längerem Liegen in Wasser [2].

Die Ansicht von der Betheiligung einer festen Inter- und Extracellularsubstanz am Aufbaue der Gewächse wurde aufgestellt durch v. Mohl [3]. Er legte der Intercellularsubstanz damals die tiefgreifendste Bedeutung für das Leben der Pflanze bei, insofern er sie als die primär vorhandene Masse betrachtete, innerhalb deren die Zellen als Höhlungen sich bildeten.

Diese Auffassung fand mehrseitige Zustimmung; namentlich die gewichtige Unger's [4]. Sie wurde aber durch v. Mohl selbst in einer Reihe späterer Untersuchungen widerlegt, welche

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 324.
2) Derselbe in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 4, p. 396.
3) Derselbe, Erläut. u. Vertheid. meiner Ansicht von der Structur der Pflanzensubstanz, Tübingen 1836.
4) Unger, Grundz. d. Anatomie, Wien 1846, p. 45.

feststellten, dass die als Intercellularsubstanz betrachteten Theile der Zellwände Produkte der Thätigkeit der Zellen selbst seien. Dieselben Untersuchungen schränkten die Fälle des Vorkommens vermeintlicher Intercellularsubstanz in immer engere Gränzen ein. — Die klare Darlegung, dass die angebliche Intercellularsubstanz, ebenso wie die als eine ausserhalb der Zellen ausgeschiedene Masse (Extracellularsubstanz) vielfach ihr verglichene Cuticula, nur als Theile der Zellmembranen zu betrachten seien, wurde von Wigand gegeben[1]).

§ 32.

Spannung der Zellmembranen.

In den Zellmembranen lebender Pflanzen besteht, von dem Hervortritt aus dem Zustande der Vegetationspunkte an (S. 128), sehr allgemein ein Unterschied in dem Vermögen der Wasseraufnahme aus dem Zelleninhalte oder der Umgebung der Zelle zwischen den inneren und äusseren Schichten; in weitaus den meisten Fällen zu Ungunsten der letzteren. Die inneren Schichten streben, in Folge der stärkeren Wasseraufnahme, in tangentaler und radialer Richtung sich stärker auszudehnen als die äusseren. Dadurch wird der flüssige Zelleninhalt, auch abgesehen von der endosmotischen Spannung desselben, unter Druck, die Zellmembran in Spannung versetzt. Der Sitz dieser Spannung ist wesentlich in der Membran selbst. Wird der Zusammenhang der Membran aufgehoben, so äussert sich frei das Expansionsstreben der inneren Schichten; sie dehnen sich aus; und da sie mit den gedehnten, aber nur bis zu einem bestimmten Grade dehnbaren äusseren Schichten in unlösbarem Zusammenhange stehen, so krümmt sich das abgetrennte Membranstück an der Aussenfläche concav, an der Innenfläche convex. Dieses Verhältniss bedingt einen, von der endosmotischen Spannung des flüssigen Zelleninhalts unabhängigen T u r g o r der Zellmembran; eine Spannung derselben, die von entscheidendstem Einflusse auf die wichtigsten Lebensverrichtungen der Pflanze ist. Die Zellmembran bleibt straff und steif, auch wenn der Druck des Zelleninhalts nicht mehr auf sie wirkt. Aus der plastischen, äusseren Einflüssen passiv folgenden Beschaffenheit, welche sie im Vegetationspunkte besass, ist sie zu einem Zustande der Activität, der eigenen Kraftäusserung entwickelt.

Diese Spannung ist besonders hoch in den Zellmembranen der Aussenfläche von Gewächsen. Stellt man Querdurchschnitte der Stammzelle einer lebenden Nitella her, ohne die Zellmembran zu knicken und zu quetschen (am besten, indem man in geringen Entfernungen die Zelle mit einer scharfen Scheere rasch quer durchschneidet), und führt man durch eine Seitenkante der ringförmigen Zellhautstücke einen Schnitt, so öffnet sich der Ring klaffend, in Folge tangentaler Ausdehnung der inneren Schichten der Membran. Ganz ebenso verhalten sich quere Durchschnitte des einzelligen Stammes von Acetabularia mediterranea, wenn sie in Wasser gebracht werden. Noch deutlicher tritt diese Spannung der Zellmembranen in der Epidermis complicirter gebauter Pflanzen hervor. Führt man durch eine, aus langgestreckten Zellen bestehende Epidermis eines senkrecht zum grössten Durchmesser der Zellen zarte Durchschnitte, so erhält man leicht Präparate, welche auf erhebliche Strecken hin dünner sind, als die mittlere Länge

1) Wigand, Intercellularsubstanz und Cuticula, Braunschw. 1850.

einer Zelle der Epidermis oder des unter ihr liegenden Gewebes; — bei denen also Zellen aufgeschnitten, die endosmotischen Spannungen der Zelleninhalte vernichtet sind. Solche Präparate krümmen sich ebenso stark nach aussen concav, als dickere Durchschnitte, bei denen die endosmotische Spannung des Zelleninhalts mitwirkt. So an Querdurchschnitten der Rinde und Epidermis junger Sprossen von Vitis vinifera[1]; an Querdurchschnitten durch die Blätter langblätteriger Monokotyledonen, besonders leicht an Gräsern; an dünnen Längsdurchschnitten der langgestreckten dickwandigen Epidermiszellen von Pinus sylvestris oder Laricio, die mittelst des Aufquellens ihrer Membranen selbst in concentrirter Chlorcalciumlösung stark nach aussen sich krümmen. — In ganz müheloser Weise gelingt der gleiche Nachweis an abgeschälten Epidermisstücken saftiger Pflanzentheile. Zieht man von Blättern von Allium, Narcissus, Hyacinthus z. B. die Epidermis vorsichtig ab, so besteht das Präparat in seiner Hauptmasse zwar aus einer Schicht allseitig geschlossener Zellen, aber an den Rändern des abgeschälten Oberhautstückes finden sich häufig Stellen, welche nur aus den freien Aussenflächen von Epidermiszellen bestehen, die von den Seitenflächen derselben abgerissen sind. Diese Stellen, die nur von einer Membran gebildet sind, an welcher keine Zellenhöhlung und kein Zelleninhalt sich befindet, krümmen sich in deutlichster Weise nach aussen concav. In Wasser gelegt, rollen sie sich spiralig ein, an der Innenfläche noch stärker convex werdend[2]. — Eine mit einer scharfen Scheere plötzlich quer durchschnittene Stängel- oder Blattzelle einer Nitella verliert trotz der Oeffnung ihres Zellraumes nicht den Turgor der Seitenwände. Dieser geht erst dann verloren, wenn die Seitenwand einen mechanischen Eingriff, eine Knickung erleidet, und dann nur an der Stelle jeder Knickung selbst[3].

Die Unabhängigkeit dieser Spannung der Zellhaut von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts ist in den gegebenen Beispielen selbstverständlich. Sie lässt sich noch auf einem zweiten Wege darthun. Die endosmotische Spannung des Zelleninhalts wird aufgehoben, wenn die geschlossene Zelle in eine wasseranziehende Lösung von solcher Concentration gebracht wird, dass dem Zelleninhalte Wasser entzogen wird. Der Beginn des Austritts von Wasser aus dem Zelleninnern giebt sich sofort durch die Raumverminderung des in der Zelle enthaltenen Protoplasma, durch die Zusammenziehung ihres Wandbeleges aus Protoplasma auf ein geringeres Volumen zu erkennen. Bei dieser Zusammenziehung wird zunächst der Turgor der Zellhaut nicht geändert. Zellmembranen von Cladophoren, Oedogonien, Spirogyren u. v. A. bleiben während der Zusammenziehung des Inhalts prall, cylindrisch, dafern die angewendete Lösung ein bestimmtes Maass der Concentration nicht übersteigt. Durchschnitte der Epidermis und der nächst darunter liegenden Parenchymschichten der Blätter von Allium nutans, der Blattunterseite von Elymus arenarius, des Blüthenschaftes der Eucomis regia krümmen sich an der Aussenfläche concav selbst bei Einbringen in eine, beiläufig 10% haltende Zuckerlösung, welche den protoplasmatischen Inhalt der Epidermis- und der angränzenden Parenchymzellen zum Einschrumpfen bringt.

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859, p. 194, und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 257.
2) Derselbe in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 180, und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 82.
3) Derselbe in Flora 1862, p. 513.

In weitaus den meisten Fällen nimmt das Expansionsstreben der Schichten der mit Wasser getränkten Membran von aussen nach innen beträchtlich zu. Doch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. Die dicke Wand der einzigen Stammzelle der Meeresalge Dasycladus clavaeformis z. B. krümmt sich, bei Behandlung trockner Durchschnitte mit reinem Wasser, an der Aussenfläche stark convex; und es tritt dies sowohl an transversalen, als, und mit noch grösserer Energie, an longitudinalen Durchschnitten ein. Ebenso die Epidermis der Blätter der Agave americana.

Solche von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts in hohem Grade unabhängige Differenzen des Turgor der Zellmembranen bestehen in den ausgebildeten Organen aller zusammengesetzten, vielzelligen Pflanzen auch zwischen verschiedenen Gewebspartieen. Für jede einzelne Zelle ergiebt sich ein bestimmter Grad des Ausdehnungsstrebens aus dem Verhältnisse der Wassercapacität, und bei reichlicher Wasserzufuhr somit des Ausdehnungsstrebens der expansivsten Schichten der Membran zu der Dehnbarkeit der mindest expansiven. Wo nun Zellenmassen, welche in hohem Grade expansiv sind, in unlösbarer Verbindung mit minder expansiven stehen, da wirken die letzteren auf die ersteren in Bezug auf die Dimensionen des Organs oder des ganzen Pflanzenkörpers überhaupt in ähnlicher Weise, wie die äusseren Schichten der Aussenwände von Epidermiszellen auf die inneren. Der Grad der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebsmassen setzt der Expansion der sich ausdehnenden nach den verschiedenen Richtungen hin Gränzen. — Die Zellmembranen, welche während des Ueberganges aus dem Knospenzustande in den ausgewachsenen zuerst das Expansionsstreben zurücktreten lassen und, passiv gedehnt, dem Ausdehnungsstreben der übrigen Widerstand leisten, gehören einestheils denjenigen Zellen an, deren Membranen das beträchtlichste Flächenwachsthum zeigen, während der Protoplasmagehalt der Zellen relativ gering ist, Zellvermehrung in ihnen minder oft stattfand als in den benachbarten. Es sind dies die Zellen der Epidermis und der langgestreckten Zellen des Prosenchyms. Anderentheils den Zellen, deren Lebensthätigkeit zeitig erlischt, z. B. die inneren Zellen des Markes frühe hohl werdender dikotyledoner Stängel, die Zellen der Aussenfläche von Kork und Periderm. Zwischen den Schwellgeweben und den passiv gedehnten Gewebmassen ist häufig ein Uebergang dadurch vermittelt, dass das Ausdehnungsstreben der Membranen der einzelnen Zellen der Schwellgewebe nach den Gränzen derselben gegen die passiv gedehnten Gewebe schrittweise abnimmt; und dass in den passiv gedehnten Geweben die den Schwellgeweben näheren Zellhäute eine grössere Dehnbarkeit besitzen, als die ferneren. So sind z. B. die nach Innen gewendeten Membranen der Epidermis eines saftreichen Pflanzentheils durch die Expansion des unter ihnen liegenden Gewebes passiv ausgedehnt, aber nicht in dem Maasse gespannt wie die freien Aussenwände der Epidermis; denn mit dieser verglichen besitzen sie ein eigenes Expansionsstreben. Die abgeschälte grüne Rinde eines jungen Sprosses einer dikotyledonen Pflanze krümmt sich nach aussen concav. Zieht man ihr die Epidermis ab, so verringert sich die Krümmung des grünen Parenchyms, während dasselbe sich verlängert; die abgezogene Epidermis aber wird an der Innenfläche stärker convex, als der ganze Rindenstreifen vorher es war.

Richtungen und Dimensionen der Organe sind mit bedingt durch die Anordnung und Vertheilung der expansiven und der gedehnten Gewebe. Und diese Richtungen und Dimensionen werden geändert, wenn durch Trennung des Zu-

sammenhanges den Schwellgeweben die Möglichkeit gegeben wird, ihre Expansion einseitig frei zu äussern. Ein abgeschälter Streif von Rinde oder Epidermis krümmt sich nach Aussen concav. Ein Streifen saftreichen Parenchyms, welchem einseitig ein Gefäss- oder Holzbündel anhaftet, krümmt sich an der freien Seite convex, indem hier das Schwellgewebe sich frei expandirt. Ein Streif aus der Innenfläche des Markgewebes eines im Hohlwerden begriffenen dikotyledonen Stängels wird an der Innenfläche concav; hier widerstehen die Membranen der vertrocknenden Zellen der Ausdehnung der saftreichen, mehr peripherisch gelegenen. Isolirte Gewebmassen, welche demselben anatomischen System angehören, ändern ihre Richtungen nach Maassgabe der Zu- oder Abnahme des Expansionsstrebens innerhalb der Membranen ihrer einzelnen Zellen, welches nach den Gränzen der benachbarten antagonistischen Systeme hin stattfindet. Ein isolirter Cylinder des saftreichen Markes eines jungen dikotyledonen Sprosses krümmt seine Längshälften nach Aussen concav, wenn er der Länge nach gespalten wird; ebenso ein Streifen rein parenchymatoser Rinde bei Führung eines tangentalen Längsschnitts durch denselben. An isolirten Massen von Geweben, welche passiv gedehnt waren, treten etwas complicirtere Erscheinungen zu Tage, insofern hier die sogenannte elastische Nachwirkung der zuvor in der Pflanze oder bei der Präparation erlittenen Dehnung mitwirkt. Ein Längsstreif aus einem dünnen Holzringe, aus einem einen Monat alten Spross von Ricinus communis z. B., krümmt sich nach der vollständigen Isolirung durch Abreissen des Cambium und Abschaben des Markes an der Aussenfläche concav. Die Krümmung ist aber wesentlich bedingt durch die beim Abkratzen des Markparenchyms bewirkte gewaltsame Dehnung der Innenfläche. Ein Abschaben der Reste des cambialen Gewebes der Aussenfläche genügt, um die Krümmung in die entgegengesetzte überzuführen. — Complicirter gebaute Organe, an deren Zusammensetzung gedehnte und Schwellgewebe mehrerlei Art in verschiedenartiger Gruppirung betheiligt sind, zeigen in den Richtungsänderungen, welche beim Zerschneiden eintreten, die Resultirenden der mannichfaltigen in ihnen wirkenden Spannungen. Saftreiche oberirdische Sprossen krümmen sich bei Längsspaltung an den Aussenflächen ihrer Längshälften concav. Junge Laubtriebe von Vitis, Sambucus z. B. krümmen die Schnittflächen convex, wenn sie längsgespalten werden. In ihnen besteht die höchste Spannung zwischen dem Expansionsstreben des axilen Gewebes, des saftreichen Markes und dem dieser Längsdehnung widerstehenden Holzringe. Jedes anatomische System zeigt auch für sich die gleiche, nach Innen convexe Krümmungsrichtung. Aber ein Längsstreifen des Holzes, dem die von der Epidermis befreite Rinde anhaftet, krümmt seine Innenfläche concav. In manchen hohlen Stängeln, denen von Cirsium tuberosum und oleraceum z. B., ist im grünen Rindenparenchym das Maximum des Expansionsstrebens, in der Epidermis das Maximum des Widerstands vorhanden. Ein Längsstreif des hohlen Marks krümmt sich nach aussen convex. Ein von der Rinde entblösster Streif von Holz und Mark krümmt sich sehr schwach nach aussen concav. Aber ein Längsstreif des ganzen hohlen Stängels krümmt sich doch nach aussen stark concav. — Theile von Wurzeln dagegen, welche ihr Längenwachsthum vollendet haben, krümmen sich bei Längsspaltung an der Schnittfläche concav. In ihnen besteht die höchste Spannung zwischen dem axilen Gewebscylinder und dem zunächst ihn umgebenden Mantel aus saftreichem Parenchym.

Wie die Spannung zwischen Gewebsmassen vorzugsweise zwischen denen hervortritt, deren Zellen von früh an ein überwiegendes Flächenwachsthum der Membran zeigten, und denen, deren Zellvermehrung lange fortdauerte, so ist auch die Spannung in der Richtung des bedeutendsten vorausgegangenen Flächenwachsthums der passiv gedehnten Membranschichten oder Membranen beträchtlich grösser, als in den übrigen. An allen Organen, die ein vorwiegendes Wachsthum in einer gegebenen Richtung zurückgelegt haben, äussert sich das Ueberwiegen der Spannung in dieser Richtung durch die weit stärkere Krümmung, welche parallel dieser Richtung heraus geschnittene Massen von gedehnten und Schwellgeweben annehmen, verglichen mit der geringen Krümmung analoger Gewebspartieen, welche durch zu jener Richtung senkrechte Schnitte isolirt wurden. So namentlich an stark in die Länge gewachsenen Internodien oder Blättern von Gefässpflanzen.

Die hohlkegelförmigen Blätter des Allium altaïcum Schrank. haben einen kreisringförmigen Querschnitt. Wird ein solcher Querschnitt in Wasser gelegt, und an einer Stelle durch einen Längsschnitt gespalten, so öffnet sich der Ring, indem das expansive Gewebe unterhalb der Epidermis sich dehnt, und diese gerade zu strecken strebt. Die Oeffnung ist aber nicht sehr beträchtlich; sie beträgt z. B. bei einem Durchmesser des Blattes von 13 M.M. nur 6 M.M. Dies entspricht einer Abnahme der Krümmung von 360° um 49° 34', oder einer (entgegengesetzten) Krümmung von beiläufig 4° 15' pr. M.M. Ein 95 M.M. langer Längsstreif aus demselben Blatte krümmt sich dagegen unter gleichen Verhältnissen annähernd zu einem Kreise von beiläufig 30 M.M. Durchmesser; macht eine Krümmung pr. M.M. von über 3° 47'. Das Verhältniss ist hier also = 1:3. Noch auffälliger ist die Differenz an jungen Internodien von Ricinus communis. Ein Querschnitt durch ein genau cylindrisches solches Internodium, an welchem die inneren vertrockneten Schichten des Markes entfernt waren, öffnete sich (bei 37,4 M.M. Durchmesser) in Wasser um 13 M.M. Dies ergiebt eine Verminderung der Krümmung von 38° 20', oder von beiläufig 2' 18" für 1 M.M. Ein 97,2 M.M. langer Längsstreifen desselben Internodium krümmte sich in der nämlichen Zeit im Wasser annähernd zum Kreise (zu einem vollen Umlaufe einer Spirale geringer Steigung); — was pr. M.M. etwas über 3° 43' ergieht; ein Verhältniss = 1:9,7. — Diese Erscheinungen sind zum grossen Theile darin begründet, dass bestimmte passiv gedehnte Gewebe in transversaler Richtung dehnbarer sind als andere, an der Zusammensetzung desselben Pflanzentheiles betheiligte passiv gedehnte Gewebe, welche eine grössere Dehnbarkeit in longitudinaler Richtung besitzen. Ein Längsstreif des hohlen Stängels von Ricinus krümmt sich auch dann nach aussen concav, wenn die innersten vertrockneten Zellschichten des Markes nicht von ihm entfernt werden, nur ist die Krümmung geringer als diejenige, welche nach dieser Entfernung eintritt. Ebenso krümmt sich auch die getrennte Rinde, an deren Innenfläche der Bast haftet, in longitudinaler Richtung nach aussen concav. Ein Querdurchschnitt des Stängels dagegen, von dem man die Rinde bis aufs Cambium entfernt, krümmt sich nach aussen convex. Wird die ringförmige Scheibe durch einen auf die obere und untere Fläche senkrechten Schnitt gespalten, so schieben sich die Ränder des Schnitts über einander. Ebenso wird die abgetrennte Rinde, in Wasser gelegt, in transversaler Richtung nach Innen concav. Es ist klar, dass in letzterem Falle die Bastschicht, im ersteren die innere Schicht des Markes in transversaler Richtung minder dehnbar ist, als dort die Epidermis, hier der Holzring; — während in longitudinaler Richtung das umgekehrte Verhältniss obwaltet. — Bei den hohlblättrigen Laucharten ist dagegen die Dehnbarkeit des die Blatthöhle auskleidenden trocknenden Gewebes beträchtlich. Ein von der Epidermis entblösster Querschnitt krümmt sich nur mässig nach Innen. Hier tritt der Unterschied der Dehnbarkeit der Epidermis in der queren und der Längsrichtung zu Gunsten der ersteren reiner, wenn auch nicht so schroff hervor.

Die directe Messung ganzer Zellenmassen zeigt, dass bei diesen Krümmungen keine Kante des Präparats sich verkürzt; dass somit das Convexwerden der einen Fläche lediglich auf Ausdehnung derselben beruht[1]). An zarten Durchschnitten von lebenden Zellhäuten ist die gleiche Messung nur selten ausführbar. Saftige solche Präparate trocknen binnen wenigen Secunden aus; es ist nur dann möglich, unmittelbar nach Herstellung des Schnittes, vor Einbringung desselben in Wasser, eine Messung vorzunehmen, wenn der zu untersuchende Pflanzentheil einen hohen Grad von Austrocknung ertragen kann, ohne seine Lebensfähigkeit einzubüssen. An geeigneten Objecten aber liefert die Beobachtung analoge Ergebnisse. Sehr dünne Querdurchschnitte trockener Blätter von Polytrichum formosum z. B. zeigen in Wasser eine rasche und beträchtliche Vermehrung der Concavität und der Ausdehnung der oberen Fläche. Auch die Bezeichnung fester Punkte an dem mit dem Organismus noch zusammenhängenden Objecte gestattet nicht Bestimmungen der ursprünglichen Dimensionen mit genügender Schärfe vorzunehmen. Dagegen folgt derselbe Schluss, wie für ganze Gewebmassen so auch für isolirte Zellmembranen in überzeugender Weise daraus, dass ein Stück der freien Aussenfläche von Epidermiszellen, welches in Wasser sich stark nach aussen concav krümmte, bei Einbringung in Zuckersyrup diese Krümmung zum Theil oder gänzlich wieder ausgleicht. Die Zuckerlösung kann auf die äusseren, gedehnten Schichten der Membran keinen Einfluss üben. Den inneren, expansiven Schichten aber entzieht sie einen Theil ihres Wassergehalts. So vermindert sie deren Volumen, und damit die Krümmung der Membran[2]). Auch zeigt die Messung unmittelbar, dass bei der Geradestreckung eines solchen Membrandurchschnitts eine geringe Verkürzung aller Kanten, eine starke der convexen, eine mindere der concaven stattfindet; dass nicht etwa die letztere sich dehnt. Ein Beispiel möge genügen. Ein dünner Durchschnitt der Aussenfläche der Epidermis eines Blattes von Coix Lacryma war in destillirtem Wasser zu einem Bogen von 59° 18′ gekrümmt; seine Länge betrug 901,02 M.Mill. In concentrirter Zuckerlösung verminderte sich die Krümmung auf 33° 2′; die Länge der concaven Kantebestimmte sich auf 898,88 M.Mill.

Die Expansion schwellender Membranen oder Membranschichten ist somit abhängig von einem bestimmten Wassergehalt, ist bedingt durch Wasseraufnahme. Die Wände der Schwellgewebe lagern relativ mehr Wasser ein, als die passiv gedehnten Membranen. Reichliche Zufuhr von Wasser fördert die Expansion; Wasserentziehung (beim Welken) mindert sie, und vernichtet sie endlich; Austrocknung führt sie in das Gegentheil über. Die zuvor, bei reichlichem Wassergehalt, in stärkstem Ausdehnungsstreben begriffen gewesenen Gewebmassen sind es, welche bei der Reifung von Früchten durch Austrocknen am beträchtlichsten zusammenschrumpfen, durch ihre Raumverkleinerung eine Zerrung auf die zuvor von ihnen gewaltsam expandirten Zellmembranen üben und so das Aufspringen der Frucht herbeiführen; die Membranen der Schwellgewebe sind es, welche bei Austrocknen saftiger Pflanzentheile am beträchtlichsten durch Wasserverlust an Volumen einbüssen.

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859, p. 194, und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 255.
2) Derselbe in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 181, und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 83.

§ 33.
Messung der Spannung lebender Zellmembranen.

Die Spannung, unter welcher die expansiven inneren Schichten von Zellhäuten in Folge des Widerstands der elastischen äusseren Schicht, oder diejenige, unter welcher von Widerstand leistenden Gewebschichten umhüllte expansive Gewebmassen stehen, konnte bis jetzt nicht von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts gesondert gemessen werden. Gewiss ist indess, dass auf das Ausdehnungsstreben der Zellhäute der weitaus grössere Theil des Druckes gesetzt werden muss, der messbar sowohl auf die in der lebenden Pflanze enthaltene Flüssigkeit, als auf passiv gedehnte feste Theile derselben wirkt. Denn die Inhaltsflüssigkeit in höchster Spannung befindlicher vegetirender Zellen ist im Allgemeinen von geringer Concentration. Der protoplasmatische Wandbeleg solcher Zellen wird von wasserentziehenden Lösungen zur Zusammenziehung gebracht, welche den Membranen der nämlichen Zellen keine Imbibitionsflüssigkeit zu entziehen vermögen, unter deren Einfluss Turgor, Form und Umfang der Zellhäute ungeändert bleiben (S. 268).

Diese aus zwei ungleich betheiligten Factoren sich ergebende Spannung steigt in der lebendigen Pflanze unter begünstigenden Umständen zu sehr bedeutender Höhe. Ihre Messung ist auf verschiedenen Wegen ausführbar. Zunächst durch Messung des Druckes, unter welchem die Flüssigkeit im Innern der Pflanze steht. Bei kräftig vegetirenden Landpflanzen, deren oberirdische Organe in die Luft ragen, wirkt unter gewöhnlichen Verhältnissen die rasche Verdunstung einer beträchtlichen Menge dieser Flüssigkeit dem Hervortreten eines auf sie wirkenden Druckes entgegen. Die Verdunstung entzieht der Pflanze einen grossen Theil ihres Wassergehalts; bei mittlerer und höherer Temperatur, bei trockener und bewegter Luft weit schneller, als der Verlust durch Zufuhr neuen, von den Wurzeln aus dem Boden aufgenommenen Wassers ersetzt werden kann. So kommt es, dass die inneren Hohlräume von Landpflanzen in der Regel in einem Zustande der negativen Spannung, des Saugens sich befinden und grossentheils mit Gas erfüllt sind, welches unter geringerem Druck steht, als dem einer Atmosphäre. Ein aus einer Sförmig gekrümmten, Quecksilber enthaltenden, beiderseits offenen Glasröhre bestehender Manometer, welcher einem Zweige eines beblätterten Holzgewächses luftdicht, etwa mittelst Kautschukrohrs und fester Ligaturen aufgesetzt wird, zeigt gemeinhin zu allen Tageszeiten einen niedrigeren Stand des Quecksilbers im äusseren Schenkel, eine Herabdrückung desjenigen Quecksilberspiegels, auf welchen der Druck der Atmosphäre wirkt, somit einen luftverdünnten Zustand im Inneren des Gewächses.

Ganz anders, wenn die Verdunstung gemindert oder völlig ausgeschlossen wird. Viele Holzpflanzen mit hinfälligen Blättern enthalten bei Beginn der Vegetation nach der Winterruhe in allen Zellen reichlich Flüssigkeit, wenn auch in den Holz- und Gefässzellen noch Luftblasen eingeschlossen sind. So bei der Rebe, Weissbuche, Wallnuss u. v. A. Wird das Gewächs bei warmer Luft bis in den Holzkörper verletzt, so tritt Saft aus der Wunde in Menge hervor. Er ist eine wässerige Lösung von äusserst geringer Concentration, deren specifisches

Gewicht 1,001 nicht zu übersteigen pflegt. Diese Flüssigkeit erreicht, wie der Stand des Quecksilbers in aufgesetzten Manometern zeigt, häufig einen Druck von mehr als einer Atmosphäre[1]. Dieser Vorgang ist gemeiniglich ein sehr verwickelter. Der auf die Flüssigkeit wirkende Druck wird geändert, je nachdem der Einfluss der steigenden oder sinkenden Temperatur die Spannung der in einer Unzahl von Blasen im Gewebe und innerhalb der Flüssigkeit eingeschlossenen Luft vermehrt oder vermindert. Rasche und bedeutende Abnahme der Temperatur hebt die Spannung des Safts völlig auf. Die Verdunstung wirkt in geringem Grade unter allen Umständen herabdrückend auf die Spannung der Flüssigkeit in der Pflanze, und diese Einwirkung wächst rasch vom ersten Beginn der Oeffnung der Knospen an. Weit reiner und einfacher ist das Ergebniss des Versuches, wenn auf den Stumpf des Stammes irgend einer dicht über dem Boden durchschnittenen Gefässpflanze, oder auf die Schnittfläche einer quer durchschnittenen Wurzel der Manometer gesetzt wird. Unter solchen Umständen tritt ganz allgemein ein Steigen des Quecksilbers im äusseren Schenkel des Manometers ein, sobald als durch Aufnahme von Wasser aus dem feuchten Boden die Erschöpfung an Flüssigkeit ersetzt ist, welche die Verdunstung der oberirdischen Theile auf das Gewebe der Wurzel zuvor etwa geübt hat. Die Quecksilbersäule erreicht eine überaus bedeutende Höhe, auch bei gleichbleibender oder bei sinkender Temperatur, dafern nicht während des Experimentes der Tod der Wurzel eintritt[2]. — Da dieser Tod nach der Abtrennung der Wurzel von den beblätterten Theilen häufig rasch erfolgt, so ist es zweckmässig, gleich vom Beginn des Versuches an den Stand des Quecksilbers im äusseren Schenkel des Manometers durch Aufgiessen zu erhöhen. Die volle Höhe der in der Pflanze bestehenden Spannung tritt erst dann in die Erscheinung, wenn die aus der Schnittfläche hervorquellende, in den Manometer eintretende Flüssigkeit eine Quecksilbersäule von entsprechender Höhe verdrängt hat. — Die Spannung erreicht eine Höhe, welche bei der sehr geringen Concentration des austretenden Saftes als eine auf endosmotischem Wege allein zu Stande gekommene gar nicht gedacht werden kann. Künstlich, in endosmotischen Apparaten, können ähnliche Effecte bei Anwendung endosmotisch wirksamer Lösungen nur dadurch hervorgerufen werden, dass diesen Lösungen ein quellungsfähiger Körper zugesetzt wird. Dieser entzieht dann der endosmotischen Lösung einen Theil ihres Wassers, sein Volumen dadurch vermehrend. Die Concentration der endosmotisch wirksamen Lösung wird somit um etwas gesteigert; die Endosmose beschleunigt. Beide Vorgänge wiederholen sich stetig; und dabei setzt die Volumenzunahme der quellenden Substanz der Flüssigkeit im Innern des Endosmometers rasch unter einen Druck, welcher bei Anwendung der diluirten endosmotisch wirksamen Flüssigkeit allein erst nach sehr langer Frist oder gar nicht erreicht worden sein würde. — Ich füllte eine kurze, weite, cylindrische Glasröhre mit einer sehr diluirten Lösung von arabischem Gummi und mit trockenen Stücken von Traganthgummi. Die eine Oeffnung der Röhre wurde mit Reispapier vierfach, die andere einfach verbunden, jene wurde in Wasser getaucht, diese einem Manometer angepasst. Der Traganthgummi schwoll auf; der Apparat schied in den Raum des Manometers

1) Hales, veget. Staticks, London 1737, p. 108 ff.
2) Hofmeister in Flora 1858, p. 1, 1862, p. 97.

hinein Flüssigkeit aus, dadurch eine Quecksilbersäule bis auf 220 Mill. Höhe hebend. Die ausgeschiedene Flüssigkeit enthielt nur 0,1 bis 0,2% ihres Gewichts in fester Substanz[1]). — In den Wurzeln der meisten zu den betreffenden Experimenten verwendeten Gewächse kommt kein anderer mit Wasser quellungsfähiger Körper in Masse vor, als die Substanz der Zellhäute. Der beobachtete Druck der Inhaltsflüssigkeiten der Wurzelgewebe ist demnach aufzufassen als wesentlich hervorgebracht durch die Pressung, welche die, in Folge der Imbibition des dem Boden entzogenen Wassers in Expansionsstreben begriffenen Zellwände auf die in den Zellräumen eingeschlossenen Flüssigkeiten üben.

Einige Beispiele[2]). Im äusseren Schenkel eines aufgesetzten Manometers stieg das Quecksilber:

auf einer 8 Mill. Durchmesser haltenden, dicht unter dem Boden durchschnittenen Rebenwurzel in 19 Stunden	658 Mill.
auf einer solchen von 8 Mill. Durchmesser in 18½ Stunden	748 –
auf einer solchen von 13 Mill. Durchmesser in 19 Stunden	237 –
auf derselben, in weiteren 63 Stunden	768 –
auf dem 4 Mill. Durchmesser haltenden Stammstumpf einer 354 Mill. hoch gewesenen Pflanze von Urtica urens nach 23 Stunden	26 –
nach weiteren 96 Stunden auf	181 –
– – 24 – –	265 –
– – 24 – –	341 –

Es ist hervorzuheben, dass der Stand des Quecksilbers im Manometer nicht das Maximum der vorhandenen Spannung der Zellhäute angeben kann. Denn der Vorgang ist ein sehr complicirter. In verschiedenen Gewebsmassen, in verschiedenen Zellen ist das Ausdehnungsstreben der Häute ein sehr verschiedenes, wie aus der mikroskopischen Vergleichung des Maasses der Krümmung dünner Zellhautdurchschnitte in Wasser sofort sich ergiebt. Die Spannung wirkt pressend auf den flüssigen Inhalt von Zellen, und dieser filtrirt in Hohlräume (Gefässund Holzzellen) deren Wandungen bei dem Vorgange sich passiv verhalten. Bei dieser Filtration wird ein Theil der Spannung durch Reibung in andere Kraft umgesetzt. Der Druck, unter dem die Flüssigkeit steht, welche in den Systemen communicirender Höhlungen von Gefässen und von Holzzellen sich befindet, die an der Schnittfläche geöffnet sind — dieser Druck allein wird durch die Höhe der Quecksilbersäule ausgedrückt. Er aber ist die Resultante sehr verschiedener Factoren, und es ist einleuchtend, dass die höchste, in bestimmten Zellhäuten vorhandene Spannung nicht durch den Manometer angegeben werden kann. Dies geht auch daraus hervor, dass eine zweite Methode der Messung der in vegetirenden Geweben vorhandenen Spannung höhere Zahlen liefert, als jene. Die Beziehung des Saftdruckes zur Expansion der Zellwände ist wesentlich deshalb hier von mir erörtert worden, weil aus ihrer Messung ein periodisches Schwanken dieser Expansion auch in solchen Geweben erschlossen werden kann, welche keine Aenderungen von Form und Richtung dabei hervortreten lassen.

Wo immer in der Pflanze expansive Gewebemassen, in fester Verbindung mit Widerstand leistenden Gewebsparthieen stehend, diese letzteren dehnen; — da werden die gedehnten Gewebe, vermöge ihrer Elasticität, auf einen kleineren Raum sich zusammenziehen, wenn sie isolirt werden, wenn der Zusammenhang zwischen ihnen und den in Ausdehnungsstreben begriffenen Geweben gelöst wird. Ein abgetrennter Rindenstreif eines jungen Rebsprosses verkürzt sich um 1—2%, ein Holzstreif um 2—5% der Länge, die er im unverletzten Sprosse hatte,

1) Hofmeister in Flora, 1858, p. 12.

2) Derselbe in Flora 1862, Anhang, p. XXX, XXXI, XXXIV, XIX. — Daselbst noch sehr zahlreiche ähnliche.

Digitized by Google

während der isolirte Cylinder des saftigen Markes unter gleichen Umständen um 3—6% sich verlängert[1]. Es bedarf einer gewissen Kraft, um einen so verkürzten Holzstreifen zu der Länge zu dehnen, welche er im unverletzten Pflanzentheil besass. Hängt man ihn am einen Ende auf, befestigt man am anderen eine Waagschale, so kann durch die aufgelegten Gewichte bestimmt werden, welche Last nöthig ist, um ihn zu jener ursprünglichen Länge zu dehnen. Ist dann der Querschnitt des Streifens bekannt, so lässt sich berechnen, welcher Druck auf ihn in der lebenden Pflanze wirkte[2]. Dieser Druck ist ein sehr hoher.

Einige Beispiele: An einem jungen Sprosse von Vitis vinifera wurde ein 67 M.M. langes Stück mittelst Durchstechens geschwärzter Nadeln bezeichnet, und ein möglichst gleichbreiter Längsstreifen des Holzes dieses Stückes isolirt. Der Streifen, gleichmässig 2,2 M.M. breit und 1,3 M.M. dick, hatte sich zwischen den beiden geschwärzten Punkten auf 65,8 M.M. verkürzt. Es bedurfte der Belastung der seinem unteren Ende angehängten, 2,31 Gr. schweren Waagschale mit 70 Gr., um jenes während des Versuchs fortwährend feucht gehaltene Stück wieder auf die frühere Länge zu dehnen. Giebt für den Querschnitt von 2,86 Quadr. M.M. eine Belastung von 72,31 Gr.; für 1 Quadr.M.M. 24,475 Gr., = 2,375 Atmosphären.

Die Spannung steigt in jedem Organe, jemehr dasselbe der Beendigung seines Wachsthums sich nähert. Die Streckung der in den Vegetationspunkten angelegten Zellenmassen wird vermittelt durch die Dehnung nach bestimmten Richtungen der expansivsten Gewebe. Beim Beginn der Streckung ist die Differenz des Ausdehnungsstrebens der in der Expansion zurückbleibenden Gewebe von derjenigen der expansivsten Gewebe unbeträchtlich, mit anderen Worten: die Dehnbarkeit der Widerstand leistenden Gewebe ist gross. Sie nimmt im Verlaufe der Streckung ab. Endlich erreicht die Widerstandsfähigkeit einen Grad, welcher dem Ausdehnungsstreben der Schwellgewebe auf die Dauer das Gleichgewicht hält. Damit ist das Wachsthum des Organs beendet. In anschaulicher Weise zeigt sich dies bei dem Vergleiche jüngerer und älterer Stängelglieder eines und desselben Sprosses. Als Beispiel möge gegenüberstehende Tabelle dienen. Sie giebt Messungen, die an Internodien verschiedener Entwickelung von Individuen des Ricinus communis angestellt sind, die neben einander vegetirten. Sämmtliche Messungen sind an zwei auf einander folgenden warmen Regentagen angestellt, während deren die Pflanzen von Saft strotzten. Die erste Zahlencolonne giebt die Länge des am unverletzten Internodium mittelst zweier Nadeleinstiche bezeichneten Stückes. Die zweite enthält die Distanz der eingestochenen Punkte auf einem, aus dem betreffenden Internodium herauspräparirten Längsstreifen des Holzcylinders. Die dritte giebt den Querschnitt dieses Streifens an, berechnet aus der Breite und der mikrometrisch gemessenen Dicke desselben. Die vierte Zahlenreihe zeigt die Belastung an, deren es bedurfte, um den Holzstreif zwischen den eingestochenen Punkten bis zur ursprünglichen Distanz derselben zu strecken. In der fünften ist der, in der lebenden Pflanze auf den Quadratmillimeter des Querschnittes des Holzringes wirkende Druck verzeichnet.

Eine dritte Methode der Messung des maximalen Druckes, unter welchem pflanzliche Membranen durch Wasseraufnahme ihr Volumen noch zu vermehren vermögen, ist die folgende. Es ist bekannt, dass aufquellende keimende Samen auf die Wände sie einschliessender Gefässe einen gewaltigen Druck üben. Ein

1) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 2, p. 255. 2) Derselbe in Flora 1862, p. 150.

gewöhnliches Verfahren, die Näthe von Schädeln zu sprengen, besteht darin, dass man die entleerte Schädelhöhle mit trockenen Erbsen füllt, dann die Schädel in Wasser legt. Die aufquellenden Erbsen platten sich gegenseitig zu Polyedern ab, und treiben endlich die Suturen der Schädelknochen auseinander. Das Aufquellen ist in seinen späteren Stadien von beträchtlicher Gasentwickelung begleitet. Hales[1]) hat eine Messung der Spannung dieses Gases angestellt. Er goss in ein starkes eisernes cylindrisches Gefäss von 2³/₄″ Dmss. und 5″ Höhe des Innenraums auf ¹/₂″ Höhe Quecksilber, stülpte in dieses eine oben geschlossene Glasröhre, in deren offenem unteren Ende etwas gefärbter Honig sich befand, und füllte das übrige Gefäss mit Erbsen und Wasser. Darauf setzte er, mittelst einer ledernen Liderung, einen flachen Deckel auf die Mündung des Gefässes, welcher Deckel unter einer Ciderpresse luftdicht angedrückt ward. Nach 3 Tagen wurde das Gefäss geöffnet. Das Wasser war vollständig von den Erbsen eingesogen, an seiner Stelle Gas. Die Innenseite der in das Quecksilber eingestülpten Glasröhre war bis reichlich ⁴/₅ ihrer Höhe von dem gefärbten Honig überzogen: ein Beweis, dass im geschlossenen Gefässe das Quecksilber so hoch empor gepresst war. Das von den Erbsen ausgeschiedene Gas hatte somit unter einem Druck von 2¹/₄ Atmosphären gestanden. — Man überzeugt sich leicht, dass bei einem annähernd ebenso hohem Drucke die Erbsen noch an Volumen zunehmen. Ich giesse in eine, 20 Mill. Durchmesser haltende, lange, unten geschlossene Glasröhre einige Cm. hoch Quecksilber. In eine zweite, etwas längere und erheblich

	I.	II.	III.			IV.	V.
1. Aus dem Internodium unter der jüngsten entfalteten Inflorescenz	98 M.M.	96,5 M.M.	Breite 3,5 M.M.;	Dicke 0,12 M.M.;	Querschnitt 0,42 □M.M.	39 Gr.	9,3 G.
2. Aus Aehnlichem etwas weiter entwickelten Internodium einer anderen Pflanze	127 -	126,2 -	- 6 - ;	- 0,15 - ;	- 0,9 -	95 -	10,5 -
3. Aus dem Internodium unterhalb desjenigen, an welchem Messung 1 gemacht ist	168 -	165,5 -	- 5 - ;	- 0,18 - ;	- 0,9 -	105 -	11,7 -
4. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 2	165,5 -	163 -	- 4 - ;	- 0,2 - ;	- 0,8 -	200 -	25 -
5. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 3	177 -	176 -	- 6 - ;	- 0,2 - ;	- 1,2 -	600 -	50 -
6. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 4	183,5 -	180 -	- 6 - ;	- 0,25 - ;	- 1,5 -	720 -	48 -
7. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 5	175,5 -	173 -	- 6 - ;	- 0,3 - ;	- 1,8 -	900 -	50 -

1) Veget. Staticks, p. 204.

Google

dünnere Glasröhre (Dmss. 12 Mill.) giesse ich ebenfalls einige CM. hoch Quecksilber, fülle den übrigen Raum die Röhre mit kugeligen trockenen Erbsen von unter sich annähernd gleichem bekannten Durchmesser und mit Wasser, verstöpsele die Röhre leicht, kehre sie um, und tauche sie in das Quecksilber der weiteren Röhre so weit ein, dass die Quecksilberspiegel beider Röhren gleich hoch stehen.) Dann giesse ich in die äussere Röhre Quecksilber bis zur Höhe von 1,25 M. auf. Obwohl nun der Inhalt der inneren Röhre unter einem Drucke von $1^2/_3$ Atmosphären steht, beginnen gleichwohl die Erbsen zu quellen. Ohne dass zunächst eine sichtbare Ausscheidung von Gas statt fände, wird das Quecksilber in der äusseren Röhre langsam emporgetrieben. Bald, nach 24—36 Stunden, steigt es rascher während zwischen den Erbsen Gasblasen sich zeigen. Auch wenn die Druckhöhe des Quecksilbers 1,5 M. also 2 Atmosphären überschritten hat, nehmen die Erbsen noch an Volumen zu, und zwar bis auf das Dreifache des Durchmessers, endlich durch Druck gegen die Wände des Glasrohrs und gegen einander polyëdrisch werdend. Die Volumenzunahme kommt erst unter dem Drucke einer Quecksilbersäule von beiläufig 2 M. Höhe zum Stillstande.

§ 34.

Allgemeine Bedingungen der Spannung pflanzlicher Zellhäute.

Die Spannung lebender Zellmembranen beruht auf verschiedenem Maasse der Wasserimbibition differenter Schichten. Sie ist somit abhängig von der Anwesenheit einer gewissen Menge von Imbibitionswasser überhaupt. Ihr Vorhandensein ist bedingt durch den Eintritt eines bestimmten Minimum von Wasser in die Membran; sie wird gesteigert durch den freien Zutritt grösserer Mengen von Wasser, und sie wächst unter solchen Umständen, bis das Maximum der Wasseraufnahme der imbibitionsfähigsten Schichten der Membran erreicht ist. Die Abnahme des Turgor einer Pflanze oder eines Pflanzentheils bei Wasserverlust durch Verdunstung, das Welken, und die Wiederzunahme des Turgor bei reichlicher Wasserzufuhr zu der gewelkten Pflanze sind alltägliche Erscheinungen. Die Verminderung des Turgor, als welche das Welken sich zu erkennen giebt, ist von einer sehr merklichen Verringerung des Volumen begleitet[1].

Dass das Welken oder das Wiederstraffwerden gewelkt gewesener Pflanzen nicht auf Verminderung oder Wiederzunahme der endosmotischen Spannung beruhen, geht aus der Entdeckung Unger's hervor, dass abgewelkte Pflanzentheile, deren Gewicht genau bestimmt wurde, und die man dann, nach luftdichtem Verschliessen vorhandener Schnitt- oder Wundflächen in einen wasserdampfgesättigten Raum von ihnen gleicher und gleichbleibender Temperatur brachte, nach einigen Stunden Verweilens in diesem Raume wieder turgescent werden, aber dabei keinerlei Gewichtszunahme erkennen lassen. Der Turgor hat sich also wieder hergestellt, ohne dass Wasser von aussen aufgenommen wurde. Die erneute Straffheit der Gewebe beruht auf einer geänderten Vertheilung des in ihnen enthaltenen Wassers[2]. Eine andere Vertheilung des in den Zellräumen enthaltenen Wassers würde die Summe der endosmotischen Spannungen nicht vermehren. Wohl aber kann der Turgor der Gewebe dadurch sich herstellen, dass die expansiveren Schichten der Zellmembranen den Inhaltsflüssigkeiten der Zellen Wasser entziehen.

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1858, p. 188 und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 250.
2) Unger in Ber. Wiener Akad. 9, p. 885.

Wenn die Wände der Zellen dadurch an Flächenausdehnung zunehmen, so brauchen deshalb nicht die Volumina der von ihnen umschlossenen Zellenhöhlungen zu wachsen. Es ist vorauszusetzen, dass sobald die Häute einer Zelle in dem Maasse sich dehnen, dass das Volumen der Inhaltsflüssigkeit deren Raum nicht mehr auszufüllen vermag (so dass ein luftverdünnter Raum sich bilden müsste), dass dann sofort der Druck der Atmosphäre, der unmittelbar oder mittelbar alle Zellen, auch die des innersten vielzelliger Pflanzen beeinflusst, die Zellmembranen einwärts, nach dem Mittelpunkt der Zelle hin gewölbt, drücken würde. Dadurch würde, trotz Zunahme der Flächenausdehnung der Zellenwände, der Raum der Zellenhöhlung stationär bleiben. — Auch an abgerissenen Fetzen der freien Zellenaussenwände der Epidermis von Liliaceen lässt sich das Welken einer von Zelleninhalt gar nicht beeinflussten Membran constatiren. Hält man lange solche, an der Aussenfläche concav gewordene Fetzen bei nicht allzu trockener Luft mit der convexen Seite nach oben, so nimmt in den ersten 30—40 Secunden die Krümmung eher zu als ab, obwohl bereits die convexe Seite durch Austrocknung sich verkürzt, wie aus der beginnenden Torsion der Fetzen hervorgeht. Die Last des Endstücks des Fetzens beugt dabei die Mittelgegend desselben nach abwärts. Hält man dagegen die concave Seite nach oben, so nimmt die Incurvation sofort und stetig ab.

Spannung lebender Zellmembranen tritt nur nach Ueberschreitung eines, für verschiedene Pflanzenarten sehr verschiedenen, Minimum der Temperatur ein. wächst von da ab die Temperatur innerhalb dem Gedeihen der Pflanze überhaupt förderlichen Gränzen, so nimmt auch der Turgor der Gewebe zu, dafern nicht andere Einflüsse, namentlich Steigerung der Verdunstung, gleichzeitig entgegen wirken. Membranen von absolut hoher Imbibitionsfähigkeit erfahren durch Temperaturzunahme eine relativ höhere Steigerung derselben, als solche von an sich geringer Capacität für Wasser.

Einige immergrüne Gewächse bieten bequeme Gelegenheit zur Beobachtung dieser Verhältnisse. Die langnadeligen Kiefern, wie Pinus Strobus, oder noch besser Pinus excelsa Wall., lassen während warmer Witterung die Nadeln ihrer aufwärts gerichteten Blätterbüschel graziös überhängen. Sinkt die Temperatur, so ist der Scheitelpunkt des Bogens weit minder über den Anheftungspunkt der Nadel erhaben. Nähert sich die Temperatur dem Gefrierpunkt, so hängen die Nadeln schlaff von den Zweigen herab. — Euphorbia Lathyris überwintert ihre während der ersten Vegetationsperiode angelegten Blätter; wie bekannt hängen diese zur Sommerszeit in Winkeln von etwa 30° über die Horizontebene aufgerichteten Blätter zu kalter Winterszeit schlaff am Stängel herab. Tritt im Winter wärmere Witterung ein, so vergrössert sich der Winkel zwischen Blättern und Stängel; kommt der warme Frühling, so richten die schlaff gewesenen sich wieder straff auf. Belastet man ein solches Blatt durch ein um sein Ende gelegtes Band aus Blattzinn, so senkt sich ein solches Blatt bei Temperaturerniedrigungen, welche auf andere Blätter derselben Pflanze keinen Einfluss üben; und nur bei besonders hohen Temperaturen hat es gleiche Winkelstellung zur Horizontebene mit den übrigen. — Es bedarf kaum der Erwähnung, dass aus der Beeinflussung der Ausdehnung der Membranen durch die Temperatur in der Weise, wie die Temperaturänderung überhaupt, ohne Complication mit anderen Verhältnissen wirkt — durch Ausdehnung bei Erwärmung durch Zusammenziehung bei Abkühlung — diese Erscheinungen ebenso wenig befriedigend sich erklären lassen, als durch Bezugnahme auf die Beeinflussung von Endosmose und Filtration durch Temperaturschwankungen. Die Einwirkungen der Temperaturschwankungen in letztern beiden Beziehungen sind nicht ausreichend, die beobachteten Wirkungen hervorzubringen. Uebrigens ist die Begünstigung der Imbibition überhaupt erheblich imbibitionsfähiger Membranen durch Steigerung der Temperatur bei Ausschluss der Verdunstung eine Erscheinung des täglichen Lebens[1]).

1) Siehe u. A. die hier einschlagenden Daten bei Sachs: Krystallbildungen beim Gefrieren und Veränderungen beim Aufthauen saftiger Pflanzentheile, in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 1.

Aeussere Einflüsse mannichfacher Art vernichten den Turgor der Zellhaut. Quetschung, heftiger Druck und Stoss, — plötzliche oder übermässige Wasserentziehung; der plötzliche Wechsel weit auseinanderliegender oder der Eintritt extremer Temperaturen, andauernde Aenderung der chemischen Zusammensetzung des Mediums, in welchem die Zellen leben; intensive elektrische Schläge — alle diese Einflüsse bringen die gespannte Zellhaut zur Erschlaffung, die von Volumenverminderung begleitet ist. Die Substanz, welche bei dieser Volumenverminderung verloren geht, kann keine andere sein; als ein Theil des Imbibitionswassers. Denn die Beobachtung unter dem Mikroskope zeigt, dass Häute lebendiger Zellen, z. B. grösserer Süsswasseralgen, deren Spannung unter dem Mikroskope durch hohe Temperatur oder durch Quetschung vernichtet wird, keinen vom umgebenden Wasser verschiedenen Stoff an dasselbe abgeben. Einwirkungen, welche den Turgor der Zellmembran für immer aufheben, setzen auch dem Leben der Zelle eine Gränze. Die in der lebenden Pflanzenzelle vorhanden gewesene Spannung kann der abgetödteten durch kein Mittel wieder gegeben werden. Mit dem Verlust der natürlichen Spannung ändert sich auch das Maass der Permeabilität der Membranen. Sie werden um Vieles durchlässiger für Wasser und Gase.

Die Vernichtung des von der Spannung des flüssigen Inhalts unabhängigen Turgor der Zellhaut zeigt in anschaulicher Weise folgender einfache Versuch. Man durchschneide eine lange Stängelzelle einer Nitella dicht an dem einen Ende mittelst einer scharfen Scheere, vorsichtig jede Knickung oder Beugung der Zelle vermeidend. Die geöffnete cylindrische Zellhaut bleibt straff; sie vermag, am einen Ende gefasst und wagrecht gehalten, eine sehr geringe Belastung des freien Endes, eine mässige Beugung zu ertragen. Uebersteigt aber die Biegung ein gewisses, sehr niedriges Maass, so knickt die Zelle an der Stelle der stärksten Krümmung ein. An diesem Punkte ist sie fortan schlaff, spannungslos, während die übrigen Theile die bisherige Spannung noch beibehalten. Erst nach grobem, mechanischem Eingriff auf jeder einzelnen Stelle der Zellhaut (z. B. nach Rollen derselben zwischen den Fingerspitzen) wird sie in ihrer ganzen Ausdehnung schlaff, und zwar unter erheblicher Verminderung der Länge. — Analoge Erscheinungen gehören in der Phytotomie zu den täglichen Erfahrungen. Die Wände grosser Zellen saftreichen Parenchyms, deren Innenräume durch das anatomische Messer geöffnet wurden, bleiben straff, wenn der Schnitt mit scharfem Messer rasch geschah; sie collabiren, wenn sie durch die stumpfe Schneide oder die zaghafte Führung des Messers gequetscht wurden. — Nicht minder eine alltägliche Erscheinung ist die Vernichtung des Turgor der Zellhaut durch hohe Temperatur: an jedem gekochten Gemüse ersichtlich. Es bedarf bei Weitem nicht des Eintritts der Siedhitze zu dieser Vernichtung. Ich sah frische Sprossen von Cucurbita, Ecballium, Tradescantia, Vallisneria bei 10 Min. langem Aufenthalte in Wasser von + 60° C. vollständig erschlaffen. — Der zerstörende Einfluss raschen Temperaturwechsels auf die Spannung der Zellhäute zeigt sich auffällig bei dem Erfrierungstode der Pflanzen. Dieser tritt nur bei raschem, nicht bei langsamem Aufthauen gefroren gewesener Gewebe ein, und beruht auf der, von grosser Zunahme der Durchlässigkeit für Wasser gefolgten Aufhebung des Turgor der Zellmembranen[1]). Völlige Austrocknung hebt selbstverständlich den Turgor auf; getrocknet gewesene Membranen erhalten auch bei reichlichster Wasserzufuhr das frühere Ausdehnungsstreben nicht wieder. Die Fähigkeit zur Einlagerung von Wasser in die Membran ist durch Austrocknen dauernd herabgestimmt; und damit auch die Permeabilität (S. 238). Plötzliche Wasserentziehung wirkt ähnlich. Behandelt man lebende Fadenalgen, wie Cladophora, Spirogyra mit einer mässig concentrirten Zuckerlösung, die den protoplasmatischen Inhalt eben nur zur Contraction bringt, die Spannung der Zellhaut zunächst nicht beeinflusst, so bleibt die Zellhaut

1) Sachs in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 40.

turgid, auch wenn durch Verdunstung der Flüssigkeit langsam dem Sättigungspunkte sich nähert. Bringt man aber sofort eine concentrirtere Zuckerlösung mit solchen Zellen in Berührung, so sinkt die Zellhaut faltig zusammen. — Als Belege für den Collapsus der Zellmembran bei Aenderung des die Zellen umgebenden Mittels können ebenfalls Erscheinungen des gemeinen Lebens dienen: ich erinnere an das rasche Welkwerden der Salatblätter, die in verdünntem Essig liegen.

§ 35.

Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch die Schwerkraft; geocentrische Krümmungen.

Zwei Agentien, deren Einwirkung auf die Gestaltung beweglichen Protoplasmas zur Zeit noch unerforscht ist, sind von tief greifender Einwirkung auf die, durch die Fähigkeit zur Wasseraufnahme bedingte und vermittelte Expansion und Dehnbarkeit der Zellmembranen: die Schwerkraft und das Licht[1]).

Gewebe, deren Zellmembranen spannungslos oder in sehr geringer Spannung sind, folgen passiv dem Zuge ihrer Schwere. Dass ihre Zellmembranen relativ fest, dass sie gegen die Einwirkung von Wasser dauernd widerstandsfähig sind, hindert nicht, dass die Theilchen derselben unter der Einwirkung der eigenen Last gegen einander verschiebbar sind; dass sie eine Plasticität besitzen, welche sie befähigt, unter dem Einfluss der Schwere ähnliche Krümmungen und Dehnungen zu vollziehen, wie sie in Vegetationspunkten unter der Beeinflussung durch das Wachsthum älterer Organe (S. 128), wie sie bei dem Aufeinandertreffen wachsender Zellen verschiedener Art erfolgen. Diese Bestimmung der Richtung und Entwickelung pflanzlicher Organe durch die Schwerkraft zeigt sich am anschaulichsten und verbreitetsten in der Abwärtskrümmung wachsender Wurzelspitzen. Nur innerhalb des wachsenden Endes ist die Wurzel der Krümmung abwärts fähig. Die krümmungsfähige Stelle rückt stetig nach der Spitze hin[2]). Dass die Schwerkraft es ist, welche die Richtung intensiv wachsender Wurzeln (z. B. der Hauptwurzeln keimender Embryonen) gegen den Erdmittelpunkt bestimmt, wird durch den Erfolg eines jeden Versuches bewiesen, bei welchem die Schwerkraft durch eine andere Kraft ersetzt wird.

Derartige Versuche stellte zuerst Knight[3]) an. Er befestigte Samen von Vicia Faba auf einer, in rascher Rotation begriffenen, feucht erhaltenen Scheibe aus Holz, und liess sie während der andauernden drehenden Bewegung der Scheibe keimen. So war die Schwerkraft durch die, in Richtung der Radien der Rotationsachse wirkende Centrifugalkraft ersetzt. Die Stängel richteten sich, welches auch die Lage der Samen war, constant radial nach der Rotationsachse, die Wurzeln radial nach aussen. Stand die Rotationsachse vertical, so bildeten Wurzeln und Stängel mit der Ebene des Horizonts einen Winkel, der die Resultante aus dem Zusammenwirken der Centrifugal- und Schwerkraft auf die plastische (individuell in sehr verschiedenem Grade plastische) Substanz des Vegetationspunktes der Wurzeln, beziehendlich auf die der Aufwärtskrümmung fähigen Stängel ausdrückt; — einen Winkel, welcher für in diesen Beziehungen gleichartig beschaffene Organe um so kleiner wird, je länger der Rotationsradius ist, je schneller die Umdrehungen erfolgen (die Cotangente dieses Winkels ist proportional dem Rotations-

1) Die hier in Frage kommenden Verhältnisse werden im vierten Bande dieses Buches eingehende Behandlung von anderer Seite finden. An gegenwärtiger Stelle beschränke ich mich darauf, sie in soweit zu erörtern, als sie auf das Gebiet der Histologie übergreifen.

2) Ohlert in Linnaea, 11 (1837), p. 615. 3) Philos. Transact. 1806, p. 99.

radius und dem Quadrate der Rotationsgeschwindigkeit[1]. Steht die Rotationsachse horizontal, so sind Stängel wie Wurzeln genau radial gerichtet. Die Versuche wurden mehrfach wiederholt: durch Dutrochet[2], welcher auch Blattstiele der Aufwärts-, beziehendlich Einwärtskrümmung fähig fand, und die Erklärung eines alten Versuches Hunter's dahin lieferte: dass bei Keimung eines in der Rotationsachse selbst angebrachten Stammes Stängel und Wurzel insofern innerhalb der wagrecht gestellten Rotationsachse sich entwickeln, als ersterer der zufällig vorhandenen Hebung, letzterer die Senkung einer nicht genau horizontalen Rotationsachse folgt; — durch Wigand[3] und durch mich[4], stets mit dem gleichen Erfolge. Die von mir verwendeten Apparate sind Laufwerke (Uhrwerke ohne Pendel oder Unruhe), welche für geringe Belastung durch Federn, für schwere durch Gewichte in Bewegung gesetzt werden. Die Regulirung der Drehungsgeschwindigkeit geschieht durch die Belastung selbst. Als Recipienten für die keimenden Samen benutze ich Paare grosser Uhrgläser, von bis zu 30 Centimeter Durchmesser. Das eine ist an der Rotationsachse befestigt, seiner Innenfläche sind eine Anzahl Korkstücke aufgekittet und es wird mit einer dicken Lage feuchten Fliesspapiers ausgelegt. Auf die Korkstücke werden die mit Stecknadeln durchbohrten, eingeweichten, im Beginn der Keimung begriffenen Samen aufgespiesst. Die zweite, gleich grosse Urschale, über die erste gedeckt, schliesst den Raum ab. Beide Uhrgläser werden durch Umlegung eines breiten Kautschukbandes an einander befestigt. Auf solche Weise können Hunderte keimende Samen verschiedenster Art gleichzeitig dem Versuche unterworfen werden. Sorgt man für häufigen Ersatz des durch die Centrifugalkraft heraus geschleuderten Wassers (der Apparat wirkt wie eine Centrifugaltrockenmaschine), so können die keimenden Samen 10—14 Tage lang in Vegetation erhalten werden, bis zur vollen Entfaltung ihrer im Embryo angelegten Stängel-, Wurzel- und Blattorgane. — Mein grösseres derartiges Instrument gestattet, bei über 1 Kilogr. Belastung und verticaler Stellung der Rotationsachse die Rotationsgeschwindigkeit auf 8 Drehungen in der Secunde zu steigern. — Dass von mehreren Seiten bis auf die neueste Zeit Einspruch gegen die Beweiskraft des Knight'schen Versuchs erhoben wurde, sei geschichtlich erwähnt. Einer Entgegnung bedarf es nicht.

Nicht allein das Gewebe des von der Wurzelmütze umschlossenen Vegetationspunktes wachsender Wurzelspitzen ist, wie das anderer Vegetationspunkte, spannungslos, die Abwesenheit der Differenzirung der Gewebe in expansive und passiv gedehnte erstreckt sich auch auf eine Strecke des Dauergewebes des bleibenden Theiles der Wurzel; bei intensiv wachsenden auf eine längere Strecke als bei langsam sich entwickelnden. In Wurzeln letzterer Art ist der plastische Abschnitt des Wurzelgewebes fast oder ganz vollständig von den starren Zellschichten der Wurzelmütze bedeckt. Solche Wurzeln werden von der Schwerkraft wenig oder nicht afficirt; sie folgen im Ganzen dauernd, nicht nur während der ersten Stadien der Entfaltung, wie raschwachsende Wurzeln dies thun, der bei ihrer Anlegung eingeschlagenen Richtung (Seitenwurzeln höherer Ordnung: sogenannte Thauwurzeln von Bäumen). Auch an Wurzelspitzen deren Wurzelmütze den plastischen Abschnitt des Dauergewebes nicht völlig überdeckt, tritt die Plasticität dieses Theiles nur dann und insoweit hervor, als das nach hinten stetig in gespanntes Gewebe übergehende spannungslose Stück der Wurzel von der Seite der Wurzelspitze her durch die Thätigkeit des Vegetationspunktes neue Theile angesetzt erhält; — als die Wurzeln intensiv wachsen. Unter solchen Umständen aber ist die Passivität des Verhaltens des Wurzelendes zur Schwerkraft höchst auffällig. Eine wachsende Wurzelspitze kriecht auf einer horizontalen undurchdring-

1) Formel in Wigand Bot. Unters. Brschw. 1854, p. 150, Anm.
2) Dutrochet Mémoires 2, p. 8. 3) Wigand. Bot. Unters. Brschw. 1854, p. 144.
4) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 175 und Pringsh. Jahrb. 3, p. 77.

lichen Unterlage, einem feuchten Brete z. B. platt und der Unterlage dicht angeschmiegt hin, ohne je einen nach unten concaven Bogen zu bilden [1]). Trifft eine Wurzel senkrecht auf ein undurchdringliches Hinderniss mit horizontaler Fläche, so breitet sich das Wurzelende über dieser Fläche seitlich etwas aus; es erhält ein Ansehen, als wäre es mit Gewalt auf die Ebene aufgestampft worden (ein häufiger Fall bei Cultur von Zea Mays in Blumentöpfen). Drängen sich junge Wurzelenden zwischen eng an einander liegenden festen Körpern, z. B. Steinen im Boden, hindurch, so folgt die Gestaltung ihrer Masse allen Aus- und Einbuchtungen der angränzenden Körper aufs Genaueste. Werden Wurzeln von Keimpflanzen in dunstgesättigtem Raume wagrecht aufgestellt, nachdem von der wachsenden Wurzelspitze eine Längshälfte durch einen Schnitt nahezu vollständig entfernt wurde, so krümmt sich die Wurzel, dafern sie das Experiment überlebt und weiter wächst, nach unten, gleichviel ob die Schnittfläche nach oben, nach unten oder seitwärts gekehrt war [2]). Als ich Internodien mit jungen, sehr dicken und kräftigen Wurzeln von Zea Mays in einen Rotationsapparat brachte, und sie hier sehr raschen Drehungen (8 in der Secunde) bei einem Rotationsradius von 12 bis 15 Centimeter) unterwarf, verminderte das während des Versuchs wachsende Wurzelstück seinen Querdurchmesser um ⅓ bis ¼. Nach Beendigung des Versuches weiter gewachsene Strecken der Wurzel erlangten ungefähr die frühere Dicke wieder. das während der Rotation gewachsene Stück zeigte sich als deutliche Einschnürung.

Auch wenn die Differenz des specifischen Gewichts des Medium, in welchem Wurzeln sich entwickeln, von dem spec. Gew. ihrer eigenen Substanz nur gering ist, so wird dennoch ihre Richtung in ähnlicher Weise durch die Schwerkraft bestimmt, als wenn sie sich in feuchter Luft oder in von Gas erfüllten Interstitien des Bodens entwickeln. So bei der Entwickelung der Wurzeln von Wasserpflanzen in Wasser; auch in solchem Wasser, welches Salze in dem Gedeihen der Pflanze nicht hinderlichen, aber immerhin ansehnlichen Mengen gelöset enthält. Ein sehr anschauliches Beispiel hierfür liefert Ranunculus aquatilis, und ganz besonders eine Form desselben [3]), welche in der Nähe mehrerer thüringer Salinen in erhebliche Mengen von Kochsalz haltendem Wasser wächst. Die Wurzeln wachsen in Glascylindern, bei Ausschluss seitlicher Beleuchtung, im Wasser fusslang senkrecht abwärts. — In Medien, deren Dichtigkeit diejenige der Wurzelsubstanz übertrifft, wachsende Wurzeln beugen ihre sich verlängernden Enden aufwärts. Wurzeln von unverrückbar befestigten Keimpflanzen, deren Spitzen zu einiger Tiefe in Quecksilber eintauchen, richten die Enden aufwärts, dafern unter solchen Verhältnissen noch ein Wachsthum der Pflanze stattfindet (sehr häufig gehen die Pflanzen zu Grunde [4]).

1) Dafern nicht in den älteren Theilen der Wurzel eintretende Gewebspannung Aufwärtskrümmung dieser Theile, und dadurch Emporhebung der Wurzel veranlasst. Geschieht dies, so senkt sich die Wurzelspitze bei weiterem Wachsthum wieder steil abwärts. — Beim Experiment kann man dem Eintritt solcher Aufwärtskrümmung durch Fixirung (etwa durch Ankleben mit Wachs) der Wurzel dicht hinter dem Vegetationspunkte für längere Zeit vorbeugen (Hofmeister a. a. O. p. 199 und 101).

2) Hofmeister a. a. O. p. 198 und 100.

3) Von Petermann in dessen Pflanzenschlüssel der Umgeb. v. Leipzig als R. pacistamineus Tsch. aufgeführt.

4) Hofmeister a. a. O. p. 204 und 105. Bei Wiederholung des Versuches ist darauf Rück-

Die Plötzlichkeit der Abwärtskrümmung aus der Verticale abgelenkter wachsender Wurzeln hängt ab von dem Grade der Plasticität und der Länge der Zone plastischen Gewebes. Manche Wurzeln senken ihre von den aufgerichteten vorhandenen Theilen aus weiter sich entwickelnden Spitzen in scharfen Winkeln abwärts (baumbewohnende Orchideen, z. B. Acropera Loddigesii, Dendrobium nobile). In den meisten Fällen geschieht die Umbiegung in einem sanften Bogen. Nicht selten wird dauernd eine aus dem Zusammenwirken von Schwerkraft und Streckung der angelegten Gewebe in der ursprünglich eingeschlagenen Direction resultirende Richtung schräg abwärts eingehalten (Wurzeln von Gräsern, Hyacinthen, Küchenzwiebeln z. B.). Treten solche Wurzeln aus einem minder dichten Medium in ein dichteres, aus Luft z. B. in Wasser, so wird der Winkel den sie mit den Lothlinien bilden, ein offenerer; sie entfernen sich noch weiter von der Verticale als zuvor.

Spannungslose Enden wachsender Achsenorgane folgen in ähnlicher Weise dem Zuge der Schwere, wie wachsende Wurzelenden. So die Ausläufer von Equisetum, Typha, Epilobium tetragonum[1].

Auch einzellige Organe folgen der Schwerkraft passiv. Die Haarwurzeln von Charen und Nitellen senken sich im Wasser senkrecht abwärts, dafern sie beträchtliche Länge erreichen (bis dahin halten sie die Anlegungsrichtung geradlinig ein). Die von Jungermannieen folgen noch auffälliger dem Zuge der Schwere. So besonders deutlich die aus den Unterblättern der baumbewohnenden Frullanien und der Radula complanata entspringenden. Sie erscheinen, an von Buchenstämmen abgelösten Sprossen dieser Moose, wie nach abwärts gekämmt, an abwärts gewachsenen Sprossen nach deren Spitze hin, an horizontal gewachsenen seitlich. Trifft die Spitze solch eines Wurzelhaares auf dem Wege ihres Wachsthums abwärts ein Hinderniss, so schmiegt sie diesem aufs Genaueste sich an. Kleine Objecte werden von dem sich verbreiternden und gelappt werdenden Haarende völlig umfasst. — Besonders deutlich ist die Abwärtskrümmung einzelliger Wurzelhaare an denen solcher Brutknospen der Marchantia polymorpha, welche etwa 24 Stunden nach der Aussaat mit der in Bewurzelung begriffenen Fläche nach oben gekehrt und in feuchter Luft erhalten werden[2].

Wenn dagegen Organe, innerhalb deren eine Spannung der Zellmembranen besteht, aus ihrer bis dahin eingehaltenen Stellung zur Lothlinie abgelenkt, und dadurch der Einwirkung der Schwerkraft auf andere, als die bis dahin von derselben afficirten Zellmembranen zugänglich gemacht werden, so erfolgt eine Zunahme der Ausdehnung der vom Zenith weiter abgelegenen Membranen, deren Ergebniss eine Krümmung aufwärts, an der oberen Seite concav, an der unteren Seite convex ist. Diese Erscheinung ist allgemein; sie erfolgt an Pflanzentheilen, die noch im Längenwachsthum begriffen sind, wie auch an völlig ausgewachse-

sicht zu nehmen, dass nicht die Längsstreckung der hypokotylen Achse von Keimpflanzen die Wurzeln tiefer in das Quecksilber hineindrücke. Die Fixation muss unterhalb des Wurzelhalses geschehen. Jenes Hereindrücken liegt den älteren Angaben vom Eindringen wachsender Wurzeln in Quecksilber (Pinsot, Ann. sc. nat. 1. Sér. 17, p. 94) und Payer's (Comptes rendus 18, 1844, p. 933) zu Grunde, wie bereits Durand und Dutrochet erschöpfend gezeigt haben (Comptes rendus, 20 (1845), p. 1257).

1) Einzelnheiten bei Hofmeister a. a. O. p. 203 und 106.

2) Mirbel in Mém. ac. Sc. Paris 13, p. 354.

nen (an einjährigen Blattstielen von Hedera Helix, vier Monat alten Blattstielen von Tropaeolum majus z. B.). Sie ist unabhängig von der morphologischen Dignität wie von der physiologischen Function und dem anatomischen Bau der Organe. Sie erfolgt an Stängeln, Blättern und Wurzeln, an vegetativen wie an reproductiven Organen, an den complicirtest vielzelligen, wie an einzelligen. Nur dann tritt sie nicht in die Erscheinung, wenn anderweitige Einwirkungen mit überwiegender Kraft ihr entgegenwirken: wie die Belastung des zur Krümmung strebenden Organs durch ein Gewicht, welches dasselbe nicht zu heben vermag oder durch den Einfluss des Lichtes hervorgerufene Richtungsänderungen.

Die älteren Theile von Wurzeln, die im Boden senkrecht abwärts gewachsen waren, krümmen sich rasch aufwärts, wenn solche Wurzeln, sei es in Luft oder in Wasser, in horizontaler Lage aufgestellt werden. So 22—30 Mill. lange Wurzeln keimender Erbsen binnen 5—8 Stunden innerhalb einer 10 Mill. vom Wurzelhalse aus sich erstreckenden Stelle in Winkeln von 20—30°[1]). Soweit die Wurzeln der Krümmung aufwärts fähig sind, befinden sich auch ihre Gewebe in Spannung. Wird die Wurzel der Länge nach gespalten, so krümmen sich die Hälften jenes älteren Theils an den Schnittflächen concav. Weiter gegen die Wurzelspitze hin unterbleibt die Krümmung.

Die Tendenz zur Aufwärtskrümmung ist in Blattstielen von vielen Pflanzen bei Anwesenheit grosser Differenzen der Gewebespannung scharf ausgeprägt, deren Stängel, bei geringer Spannung der Gewebe, unter normalen Vegetationsbedingungen anderen Einflüssen bereitwilliger folgen, als denen der Schwerkraft. Blattstiele von Tropaeolum majus, Hedera Helix klaffen weit auseinander, wenn sie der Länge nach gespalten werden. Wagerecht gestellt, krümmen sie sich energisch aufwärts. An den diese Blätter tragenden Stängeln derselben Gewächse überwiegt nach dem Hervortreten aus dem Knospenzustande eine gegen die einfallenden Lichtstrahlen convexe Krümmung bei weitem die Aufwärtskrümmung. Werden sie einseitig beleuchtet, an dem Fenster eines Zimmers z. B. cultivirt, so wachsen die Sprossen horizontal vom Lichte hinweg, ins Innere der Stube hinein, während die Blattstiele scharf aufwärts (und gegen die Lichtquelle concav) sich krümmen. Nur die jungen Internodien derselben Pflanze zeigen gleichzeitig ein Krümmungsstreben aufwärts und gegen das Licht hin (concav zum einfallenden Lichtstrahl).

Auch Organe von flacher, plattenförmiger Gestalt zeigen die geocentrische Aufwärtskrümmung, dafern sie dem Einflusse des Lichtes theilweise oder ganz entzogen werden, der bei ihnen noch entschiedener, als bei den ebenen beispielsweise genannten Stängeln, eine gegen den Lichtquell convexe Krümmung bedingt. Die meisten Blätter wölben sich im Tageslichte convex gegen den Lichtquell. In Dämmerung oder ins Dunkle gebracht, wird die Oberseite des Blattes (durch Ausgleichung der heliotropischen Krümmung der Blattstiele) dem Zenith zugewendet, und diese obere Fläche wird dann concav. Pelargonium hederaefolium, Viola odorata zeigen diese Erscheinungen schon nach etwa 24stündigem Verweilen im Dunkeln. Die Sprossen von Marchantieen, Riccieen und laubiger wie auch vieler beblätterter Jungermannieen krümmen sich im diffusen aber vollen Tageslichte gegen die Lichtstrahlen so stark convex, dass sie der Unterlage sich dicht anschmiegen. Im Halbdunkel wachsen sie aufrecht, gegen den Lichtquell schwach hingeneigt; in voller Finsterniss straff aufrecht.

Diese Beispiele mögen genügen, um die auch sonst noch, bei Kletterpflanzen, Ranken, Laubmoosen weit verbreitete Ueberwältigung der geocentrischen Aufwärtskrümmung durch negativen Heliotropismus darzulegen. Auch die bei anderen Pflanzenorganen vorkommende und noch weiter verbreitete Krümmung concav gegen die Lichtquelle, auch der positive Heliotropismus ist im Stande, die geocentrische Aufwärtskrümmung völlig zu verdecken und zu vernichten. v. Mohl sah die Keimpflanzen von Cruciferen, die er in einem mit Ausnahme des

1) Hofmeister a. a. O. p. 188 und 189. Daselbst noch weitere Beispiele.

unteren Endes geschlossenen, im Inneren schwarz angestrichenen Kasten sich entwickeln liess, in welchen das Licht mittelst eines Spiegels von unten her geworfen wurde, ihre Stängel senkrecht nach unten richteten [1]). Dass Sprossen, die in sehr gedämpftem, horizontal seitlich einfallendem Lichte sich entwickeln, eine fast genau horizontale Richtung annehmen, ist eine gemeine Erscheinung, die man an Kartoffeltrieben die in Kellern aus den Knollen ausgewachsen sind, leicht constatiren kann. Minder energische Ablenkungen von der Lothlinie in Folge seitlicher Beleuchtung zeigen die unteren, durch die Krone beschatteten Aeste jedes vollwipfeligen Baumes.

Sind in Gewebespannung begriffene, der Aufwärtskrümmung fähige Organe am einen Ende unverrückbar befestigt, am anderen Ende durch eine Last beschwert, deren Gewicht grösser ist, als dass die Kraft der Aufwärtskrümmung sie zu heben vermöchte, so unterbleibt diese. Dies die einfache Erklärung des Abwärtshängens der Auszweigungen höherer Ordnung von Salix babylonica, Fraxinus excelsior var. pendula und sonstiger »trauernder« Bäume, von Rubus fruticosus L., des schlaffen Aufliegens auf dem Boden der Ausläufer von Fragaria vesca u. s. w. Es ist sehr leicht, durch den einfachsten Versuch — durch das Abschneiden eines solchen Zweiges und seine Aufstellung wagrecht successiv mit allen seinen Kanten nach unten — den Nachweis zu führen, dass solche Sprossen, so lange sie noch nicht verholzt sind, durch die Last des krümmungsfähigen Endstücks abwärts gebeugt werden. Die Verholzung, das Steifwerden des Astes tritt weiterhin in derjenigen Lage ein, welche durch den Zug des lastenden Endstücks zu der Zeit ihm gegeben wurde, während deren er noch weich und biegsam war. Als ich wachsende Zweigenden einer Hängeesche gewaltsam an den älteren Theil des Zweiges in der Richtung aufwärts festband, und in dieser Richtung sie bis zum Eintritt des Winters liess, da sah ich eine Sformige Biegung des Zweiges eintreten: das nicht durch das Aufbinden emporgehaltene Ende wuchs weiter und senkte sich abwärts. Das gewaltsam aufgerichtete Stück aber verholzte in der gezwungenen Lage, und blieb von da ab dauernd aufgerichtet. — Auf dem Zusammenwirken von positivem Heliotropismus, von Belastung von der Lothlinie abweichender Sprossen durch das krümmungsunfähige Endstück und von geocentrischen Krümmungen beruhen die mannichfachen, specifisch verschiedenen und charakteristischen Richtungen seitlicher Auszweigungen von Bäumen und Sträuchern. Vor Allem ist der Lichteinfluss dabei maassgebend. Ist ein der Aufwärtskrümmung fähiges Organ beiderseits mässig, aber ungleich belastet, so erhebt es das mindest belastete Ende. Ein ausgerissenes und wagrecht hingelegtes Exemplar von Sempervivum oder Sedum reflexum richtet die Wurzel zum Himmel empor; die weit schwerere, an die Krummung des Stängels sich nicht betheiligende Inflorescenz bleibt auf der Unterlage liegen. Ebenso geht es selbstverständlich her, wenn das obere Ende eines wagrechten Sprosses auf einer horizontalen Unterlage befestigt, das untere frei gelassen wird [2]).

Einzellige Organe bieten nicht minder energische geocentrische Aufwärtskrümmungen dar, als vielzellige. Die Stängelzellen einer Nitella, die einzelligen Träger der Sporangien von Mucor Mucedo richten sich nicht minder schroff aufwärts, als die embryonale Achse einer Haferpflanze oder Bohne. Diese Thatsache allein zeigt schon hinlänglich, dass der Sitz der thätigen Kraft nur innerhalb der Zellwände gesucht werden kann. Denn der im ununterbrochenen Inhaltsraume der sich krümmenden Zelle obwaltende Druck muss, als ein hydrostatischer,

---

1) v. Mohl in Wagner's Handwb. d. Physiol. 4, p. 298.

2) Die Beobachtung derartiger Aufrichtungen wird durch v. Leonhardi (neuere Forschungen des Dr. K. Schimper, Prag 1863. p. 5) als eine ganz neue Entdeckung K. Schimper's gerühmt, und das Verhältniss mit dem Namen der Phytometastase belegt. Das erinnert an die Antwort eines polnischen Juden auf die Frage eines Edelmanns: warum der Hund mit dem Schwanze wedele? »Weiss der Herr das nicht, und ist doch so ein gescheuter Mann. So will ich dem Herrn das sagen: Der Hund wedelt mit dem Schwanze, weil der Hund stärker ist, als der Schwanz. Wär' der Schwanz stärker als der Hund, so wurde der Schwanz mit dem Hunde wedeln.«

durchweges gleichmässig sein. Die Aufwärtskrümmung solcher einfacher Zellen erklärt sich leicht aus der in ihnen vorhandenen Spannung zwischen den äusseren und inneren Schichten der Membran. Nimmt das Ausdehnungsstreben der expansiven, oder die Dehnbarkeit der gedehnten Schichten der Wand in der unteren Längshälfte der Zelle zu, so erfährt sie eine Beugung aufwärts.

Der hervortretendste Unterschied zwischen geocentrischen Abwärts- und Aufwärtskrümmungen besteht darin, dass die ersteren passiv sind, die zweiten mit der Entfaltung einer nicht unerheblichen Kraft, mit Energie erfolgen. Wird das wachsthumsfähige Ende einer sich entwickelnden Wurzel mittelst eines Klumpens halbflüssigen Wachses an der äussersten Spitze, und dicht rückwärts vom plastischen Stücke des Endes auf einer Unterlage befestigt, und dann die Unterlage vertical in der Art aufgestellt, dass die Achse der Wurzeln wagrecht ist, so macht das wachsende, an beiden Enden befestigte Wurzelende einen nach oben geöffneten Bogen. Das neu eingeschaltete plastische Stück der Wurzelspitze wird durch seine eigene Last in der Mitte seiner Erstreckung abwärts gezogen[1]; die Krümmung ist derjenigen entgegengesetzt, welche ein an der Spitze freies Wurzelende bei gleicher Aufstellung vollzieht. Wird dagegen ein der Aufwärtskrümmung fähiger Stängel oder Blattstiel an beiden Enden unverrückbar in wagrechter Stellung befestigt, so krümmt er sich binnen kurzer Zeit zu einem nach unten stark convexen Bogen; in demselben Sinne, wie es bei völliger Freiheit sich krümmen würde. — Das Gewicht des an der Aufwärtskrümmung unbetheiligten Endstücks von Sprossen, welches durch die Krümmung gehoben wird, ist in manchen Fällen nicht unbeträchtlich. Ich bestimmte es z. B. bei einer Inflorescenz von Oenothera biennis zu 6 Gr.[2].

Alle Kanten sich aufwärts krümmender Organe verlängern sich während der Krümmung; von einer Contraction der concav werdenden Kanten kann somit keine Rede sein. Dies ergiebt nicht allein die directe Messung von Stängelgliedern unmittelbar vor und unmittelbar nach der Aufwärtskrümmung[3], sondern noch schlagender die bereits erwähnte Thatsache, dass wagrecht aufgestellte, mit beiden Enden unverrückbar an einem verticalen, oder unter einem horizontalen Support befestigte krümmungsfähige Organe sich in einem nach oben concaven Bogen krümmen[4]. Die Verlängerung auf der concaven Kante des Organs ist hierbei selbstverständlich.

Die geocentrische Aufwärtskrümmung beruht nach allen Diesem zunächst auf einer relativ stärkeren Verlängerung der convex werdenden Kanten des sich aufwärts krümmenden Organs. Diese Verlängerung kann zu Stande kommen sowohl durch Steigerung der Expansion der Schwellgewebe der unteren Längshälfte des Organs, als auch durch Zunahme der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Zellmembranen desselben. Meist mögen beide Vorgänge betheiligt sein. Die Entscheidung der Frage, welcher beider Factoren der ausschlaggebende ist, lässt sich durch Messung von bestimmten Längsstrecken der eben gekrümmten Organe, durch nachherige Isolirung der Schwellgewebe von den passiv gedehnten und durch Messung der entsprechenden Stücke der frei gelegten Streifen beider führen. Dieses Verfahren hat in vielen Fällen grosse praktische Schwierigkeiten. An

1) Hofmeister a. a. O. p. 199 und 101. 2) a. a. O. p. 192 und 94.
3) Eine Reihe solcher Messungen a. a. O. p. 181 und 88. 4) a. a. O. p. 183 und 85.

aufwärts gekrümmten Blättern von Allium Cepa fand ich, dass nach allseitigem Abziehen der Epidermis das Blatt sich gerader, selbst völlig gerade streckte[1]). Analoge Erscheinungen zeigten mir aufwärts gekrümmte Sprossen von Vitis vinifera, Oenothera biennis, Fraxinus excelsior, Erigeron grandiflorum, Cirsium palustre. Ich ziehe daraus den Schluss, dass hier nicht Zunahme des Ausdehnungsstrebens der Schwellgewebe, sondern ein Wachsen der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Membranen die Aufwärtskrümmung hauptsächlich vermittle. — Die Ausgleichung der Krümmung nach Bloslegung der Schwellgewebe axiler Organe ist in der Regel eine nicht vollständige; der Bogen wird flacher, aber er streckt sich nicht gerade[2]). Eine Mitbetheiligung der gesteigerten Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe an der Verlängerung der unteren Kanten ist hiernach selbstredend. Neuere Untersuchungen machen mir wahrscheinlich, dass bei Organen, die noch in starkem Längenwachsthum begriffen sind, dieser Factor sogar der bei der Aufwärtskrümmung vorwiegende sein kann. — Wie dem auch sei: für das Verhältniss der Wassercapacität der Zellmembranen zur activen geocentrischen Krümmung ist diese Frage nicht von Wichtigkeit. Die Zunahme des Expansionsstrebens nicht minder, als die der Dehnbarkeit wird aller Wahrscheinlichkeit nach so gut als ausschliesslich vermittelt durch eine Steigerung der Einlagerung von Wassertheilchen zwischen die festen Theilchen der Membran; einer Einlagerung die vorwiegend in Richtung der Membranflächen erfolgt, und in Bezug auf welche die Vorstellung erlaubt ist, dass in den tiefer gelegenen Theilen des Querschnitts des gegen den Horizont geneigten Organs der Eintritt von mehr Wasser in die Membranen begünstigt werde durch die Schwerkraft, welche — wenn auch in geringem, so doch sicher auch hier nicht unmerklichem Maasse das die Membranen durchdringende Imbibitionswasser afficirt, und grössere Mengen desselben in den Zellwänden tiefer gelegener Gewebspartieen anhäuft, als in denen relativ höher gelegener.

§ 36.

Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch Beleuchtung; Heliotropismus.

Von kaum minderer Verbreitung als die Aenderung der Spannungszustände von Zellmembranen durch die Einwirkung der Schwerkraft, ist im Pflanzenreiche ein ähnliches Verhältniss der Zellhäute zum Lichte. Diese Erscheinung tritt in doppelter Weise ein: einseitig vom Licht getroffene Organe krümmen sich an der beleuchteten Seite concav; ihre freien Enden wenden sich zum Lichtquelle hin: positiver Heliotropismus; oder es wird umgekehrt die bestrahlte Seite convex, die freien Enden der beleuchteten Organe entfernen sich vom Lichtquell: negativer Heliotropismus.

Positiver Heliotropismus kommt — soweit die Beobachtung reicht — nur solchen Organen zu, innerhalb deren eine erhebliche Spannung der Zellhäute besteht; aber nicht alle Organe mit hoher Spannung der Gewebe sind unbedingt positiv heliotropisch; nicht alle der Aufwärtskrümmung fähigen Organe wenden

1) a. a. O. p. 185 und 87. 2) Messungen a. a. O. p. 186 und 88.

sich unter allen Umständen zum Lichte hin. Der positive Heliotropismus fehlt z. B. den Sprossen der Marchantieen, dafern die Intensität der Beleuchtung ein sehr niedriges Maass überschreitet; er fehlt vielen in hoher Gewebespannung begriffenen Blattspreiten, die zwar im Dunkeln ihre obere Fläche concav, in heller Beleuchtung sie aber convex wölben. Aehnlich der activen geocentrischen Krümmung kommt er bei Organen von verschiedenster morphologischer Bedeutung, physiologischer Verrichtung und anatomischer Structur vor. Die meisten Stängel und Blattstiele krümmen sich ebenso gut gegen einseitig einfallendes Licht, als ältere Wurzeln (sehr entschieden z. B. die von Ranunculus aquatilis); die einzelligen Stängelglieder von Nitellen, die aufrechten einzelligen Fruchtträger von Pilobolus ebenso gut als die vereinzelten Zellenreihen vieler Schimmelpilze oder die zu fest geschlossenen Bündeln vereinigten Zellreihen (Hyphen) der Stiele von Hutpilzen (des Coprinus niveus z. B.). Auch ist die Befähigung zum positiven Heliotropismus ebenso wenig auf noch im Wachsthum, insbesondere im Längenwachsthum begriffene Organe beschränkt, als die zur activen geocentrischen Krümmung. Auch 1½jährige, völlig ausgewachsene Blattstiele des Epheu wenden sich derart in gegen die Lichtquelle concaver Krümmung, dass die Blattfläche den einfallenden Lichtstrahlen in zu diesen annähernd senkrechter Richtung dargeboten wird. Auch sehr alte, längst nicht mehr sich verlängernde Theile von Wurzeln des Ranunculus aquatilis krümmen sich positiv heliotropisch, wenn die bis dahin beschatteten einseitig beleuchtet werden.

Auch bei der positiv heliotropischen Krümmung werden, wie bei der activ geocentrischen, alle Kanten des sich krümmenden Organs verlängert; auch dann, wenn das Organ ein völlig ausgewachsenes ist. Es ist somit ausser Frage, dass die Krümmung auf Contraction von Gewebemasse beruhen könne. Dass dem so ist, beweiset vollständig folgender Versuch. Alte Blattstiele von Hedera Helix oder Tropaeolum majus werden an beiden Enden mit Wachs an einer Spiegelglasplatte befestigt, und diese vor einem innen geschwärzten mit Wasserdampf gesättigten Raume derart aufgestellt, dass die vertical stehende Platte mit derjenigen ihrer Seiten, an welcher die vertical gerichteten Blattstiele ankleben, jenen Raum verschliesst. Die andere Fläche der Glastafel wird dem Lichte zugewendet. Nach 18—72 Stunden zeigen die Blattstiele eine deutliche, wenn auch nicht sehr beträchtliche, gegen die Lichtquelle concave Krümmung[1]). Dass die Kraft, welche diese Verlängerung bewirkt, ihren Sitz in den Zellhäuten hat, ergiebt sich aus der positiv heliotropischen Krümmung einzelliger Organe. Da die Verlängerung sämmtlicher Kanten auch an völlig ausgewachsenen Pflanzentheilen eintritt, die zuvor gerade gewesen waren, so ist anzunehmen, dass bei dem Auftreffen einer Beleuchtung, welche der Richtung nach von derjenigen verschieden ist, an die der Pflanzentheil bis dahin sich gewöhnt hatte, die mindest beleuchteten Kanten die Fähigkeit zu einer, wenn auch geringen, weiteren Streckung erhalten, welcher Dehnung dann auch die concav werdende Kante, eventuell durch passive Dehnung, folgen muss. Organe, welche des positiven Heliotropismus fähig sind, erlangen bei völligem Lichtausschluss eine überaus beträchtliche Zunahme ihrer bevorzugten Dimensionen; sie werden excessiv in die Länge gestreckt. Im Dunkeln gewachsene Stängel schiessen hoch auf; die Länge ihrer

1) Hofmeister a. a. O. p. 183 und 85.

Internodien wird ein Multiplum von derjenigen, die sie im Tageslichte erreichen. Internodien von Sprossen der Nitella flexilis, die im Halbdunkel gewachsen waren, sah ich eine Länge von 11 Centimetern erreichen, mehr als dem Doppelten der dicht daneben in einem gleichen Gefässe mit durchsichtiger Wand gewachsenen Pflanzen derselben Art; — die Trägerzellen der Sporangien des Pilobolus crystallinus im Dunkeln bis 35 Mill. lang werden; etwa das 8fache der normalen Länge. Je intensiver die Beleuchtung, je geringer ist dieses Längenwachsthum; sehr wahrscheinlich ist es der Lichtintensität umgekehrt proportional. So erscheint die Wirkung des Lichtes auf positiv heliotropische Membranen aufs Klarste als eine, die Zunahme der Dehnbarkeit der passiv gedehnten und diejenige der Expansion der Schwellgewebe gleichzeitig retardirende und aufhaltende, als eine relative Erhöhung der Cohäsion und Elasticität der Membranen der intensivst beleuchteten Seite des Organs[1]).

Die fördernde Einwirkung der Beleuchtung auf das Widerstandsvermögen passiv gedehnter Zellhäute zeigt mit besonderer Deutlichkeit eine von Coemans zuerst beobachtete Thatsache. Lässt man Pilobolus crystallinus im Finstern vegetiren, so erreichen die Trägerzellen der Sporangien, wie bereits erwähnt, nach und nach enorme Länge, die Sporangien werden aber nicht abgesprengt. Setzt man Rasen dieses Schimmelpilzes, die bis dahin im Dunkeln gehalten wurden, und die ihre Sporangien bereits angelegt, deren Trägerzellen aber noch nicht bis über das Doppelte der normalen Länge gestreckt haben, dem Lichte plötzlich aus, so werden in kürzester Frist (bei meinen Versuchen binnen ½—5 Minuten) sämmtliche Sporangien von ihren Trägern hinweggeschleudert[2]). Die Absprengung der Sporangien von Piloholus erfolgt, wie Cohn zeigte[3]), dadurch, dass die Scheitelfläche der grossen Trägerzelle des Sporangium in dessen Innenraum hinein sich wölbt, und — selbst unter hohen Drucke stehend — die Inhaltsflüssigkeit des Sporangium in eine Spannung versetzt, welcher die Seitenwand des Sporangium endlich nicht mehr zu widerstehen vermag. Sie reisst nahe am Grunde ab, und das Sporangium fliegt ins Weite. Befinden sich die Pflänzchen im Dunkeln, so ist die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten die Trägerzelle so gross, dass steigende Spannung der expansiven Schichten und des Inhalts stetig nur das Volumen der Zelle vergrössern, und so sich wieder ausgleichen. Trifft aber das Tageslicht die Trägerzellen, so nimmt die Cohäsion ihrer gedehnten Membranschichten rasch zu, und die von jetzt ab weiter steigende Spannung der Trägerzelle bewirkt in kürzester Frist die Explosion[4]). — Pilobolus crystallinus erscheint fast regelmässig und binnen wenigen Tagen, oft in ungeheurer Menge, auf frischem Rossdünger der bei + 15—20° C. (nicht mehr) auf einer Schüssel unter einer Glasglocke gehalten wird. Die Wiederholung des interessanten Experiments ist somit sehr leicht.

1) Schon De Candolle hatte das Verhalten der minder beleuchteten Seite gegen das Licht gekrümmter Stängel mit dem von etiolirten Stängeln (bei ungenügender Beleuchtung aufgeschossenen) verglichen, und somit eine der obenstehenden wesentlich identische Erklärung desselben gegeben (Mém. soc. d'Arcueil 1809, 2, p. 104, Physiol. vég. p. 832). Dutrochet hielt dem entgegen, dass bei Längsspaltung senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen eines so gekrümmten Stängels die convexe Längshälfte ihre Krümmung ausgleiche, die concave noch stärker sich krümme, und zog daraus den Schluss, dass die letztere der bei der Incurvation active Theil sei (Mém. 2, p. 74). Ich habe bereits in meiner ersten Veröffentlichung über Gewebespannung (Berichte Sächs. G. d. W. 1859, p. 203) gezeigt, dass das von Dutrochet angegebene Verhältniss einfach eine Folge der zwischen dem expansiven Parenchym des Stängelinneren und der gedehnten Epidermis bestehenden Spannung ist, und dass somit Dutrochet's Einwurf nicht trifft.

2) Coemans in Bullet. Acad. Brux. 1859, p. 204.

3) Cohn in N. A. A. C. L. N. C. XXIII, 1, p. 515, 532.

4) Hofmeister in Flora 1862, p. 515.

Die Wirkung des Tageslichts auf die Gewächse ist keine gleichmässige und stetige, wie die der Schwerkraft; sie wird durch verschiedenartige Stellung der Lichtquelle, der Sonne, im Laufe jeden Tages mannichfach modificirt und durch den Eintritt der Dunkelheit unterbrochen. Der positive Heliotropismus wird in solcher Weise mannichfach beeinflusst. In wie weit die Veränderung der Stellung die Sonne zur Pflanze Richtungsänderungen von Pflanzenorganen bewirkt, bedarf weiterer Untersuchung; gewiss, dass viele der im gewöhnlichen Leben hieher gerechneten Fälle, z. B. das Uebernicken der Blüthenköpfe von Helianthus annuus successiv nach den verschiedensten Richtungen der Windrose, zum Theil wenigstens kein hieher gehöriges Phänomen, sondern eine Erscheinung der auf periodisch fortschreitender Zu- und Abnahme des Expansionsstrebens bestimmter Gewebe beruhenden Nutation sind (§ 37). Gewiss aber auch, dass das Licht die Nutationsbewegungen in der Art beeinflusst, dass der Theil der Bahn von der Lichtquelle hinweg langsamer zurückgelegt wird, als der zu ihr hin[1]). Weit schärfer prägt sich das Verhältniss des Wechsels von Licht und Dunkelheit zum positiven Heliotropismus aus. Sämlinge von Sileneen und Alsineen (Dianthus deltoïdes, Stellaria media, diese besonders deutlich), von Papilionaceen (Phaseolus vulgaris, Lupinus albus) u. A., die bei Tage sich gegen die Lichtquelle hin stark gebeugt hatten, richten sich während der Nacht mehr oder weniger wieder auf, oft ganz vollständig. Die gleiche Erscheinung tritt ein, wenn sie unter Tages in einen finsteren Raum versetzt werden.

Die bisher betrachtete Form des positiven Heliotropismus, bei welcher die direct beleuchtete Seite als die in ihrer Expansion beeinträchtigte, die mindest beleuchtete als die in der Ausdehnung geförderte sich darstellt, ist die bei Weitem verbreitetste. Eine zweite, völlig eigenartige Form des positiven Heliotropismus kommt bei den Bewegungsorganen der Blätter oder Blättchen vieler Leguminosen, Oxalideen u. A. vor: kissenförmigen Anschwellungen der Einlenkungsstellen der Blattstiele erster oder zweiter Ordnung oder der Blättchen in den Stängel oder den Hauptblattstiel; Anschwellungen, welche zwar auch bei Lichtausschluss periodische Richtungsänderungen vollziehen, deren Bewegungen aber durch Lichteinfluss oder Ausschluss vielfach angeregt, modificirt und geregelt werden. An diesen Bewegungsorganen ist die eine Längshälfte für die Hemmung der Expansion durch Beleuchtung besonders empfindlich; sie ist dafür p r ä d i s p o n i r t; die zweite, mit ihr in Antagonismus stehende, gleich jener eine relativ grosse Masse von Schwellgeweben enthaltende Längshälfte des Organs ist diesem Einfluss in nur geringem Grade, vielleicht gar nicht unterworfen. — Indem bei Lichtausschluss die Expansion der einen Längshälfte wächst, während die der anderen stationär bleibt oder auch um ein sehr Geringes zunimmt, überwindet jene die antagonistische Wirkung dieser, und beugt sie in der Art, dass die letztere an der Gränzfläche beider Hälften sich convex krümmt. So kommt eine beträchtliche Richtungsänderung des ganzen Organs zu Stande. Die bei Lichtentziehung anschwellende Hälfte des Bewegungsorgans ist bei der einen Reihe der hieher gehörigen Pflanzen oder Pflanzentheile die untere. Ihre in der Dunkelheit sich steigernde Expansion hebt die von den Bewegungsorganen getragenen Theile empor. So z. B. bei den Kissen der Blättchen der Mimosen, der Trifolien, den

1) Darwin, on climbing plants, p. 65 der Abhandl.

Marsileaarten. Bei einer zweiten Reihe ist es die obere; jene Theile werden im Dunkeln gesenkt. So bei den Gelenkpolstern des Hauptblattstiels und der Blattstiele zweiter Ordnung der Mimosa pudica; den Blättchen der Robinien, Phaseolen, der Oxalideen. Der Einfluss des Lichtes oder der Dunkelheit macht sich hier rascher geltend, als bei irgend anderen heliotropischen Bewegungen: bei Mimosa pudica z. B. schon nach 5, bei Oxalis lasiandra schon nach 10 Minuten. Dass die gesteigerte Anschwellung der an der Aussenfläche convex werdenden Längshälfte des Bewegungsorgans die Dunkelheitstellung herbeiführt, und nicht etwa die Erschlaffung der concav werdenden Längshälfte, ergiebt sich mit Sicherheit aus der Thatsache, dass mit Eintritt der Dunkelheitstellung die Straffheit und Steifigkeit des Organs bedeutend zunehmen[1]).

Die Krümmung von Pflanzentheilen convex gegen die Lichtquelle, der negative Heliotropismus, tritt ebenfalls in zwei erheblich verschiedenen Weisen auf. Es giebt Pflanzentheile, die in jeder beliebigen Richtung vom Lichte hinweg sich zu krümmen vermögen. Wird nach erfolgter Krümmung die concav gewordene Seite beleuchtet, so geht die Krümmung entweder in die entgegengesetzte über, oder — falls die gekrümmte Stelle inzwischen beugungsunfähig geworden ist — es nimmt ein jüngerer, inzwischen gewachsener Theil des Organs eine gegen die nunmehrige Richtung der Beleuchtung convexe Krümmung an. Die bis jetzt bekannten negativ heliotropischen Organe solchen Verhaltens sind sämmtlich langgestreckte Gebilde von kreisrundem Querschnitt, zum Theil aus chlorophylllosem, zum Theil aus reichlich chlorophyllhaltendem Gewebe aufgebaut.

Diesen negativen Heliotropismus zeigen bei Chlorophylllosigkeit: Wurzeln der Keimpflanzen von Cichoriaceen und Cruciferen, wie Camelina sativa, Raphanus sativus, Brassica oleracea, Sinapis alba (besonders zu empfehlen), Matthiola incana, Rhagadiolus edulis (ebenso), Cichorium spinosum, Keimwurzeln von Mirabilis jalapa, — bei schwachem Chlorophyllgehalte die Stängel des Chrysosplenium oppositifolium, die Luftwurzeln von Pothos digitata[2]), von Stanhopea insignis, Catleya crispa; und ganz besonders die von Chlorophytum Gayanum Sternb. (Cordyline vivipara hortul.), wenn diese in Wasser gezogen werden[3]). Dann strecken sie sich lang, schlank und dünn, sehr abweichend von den dicken rübenförmigen in der Luft sich entwickelnden Adventivwurzeln derselben Pflanze, welche übrigens in ihrer Richtung vom Fenster hinweg den negativen Heliotropismus auch deutlich erkennen lassen. In Wasser gewachsene Wurzeln des Chlorophytum sind die empfindlichsten mir bekannten derartigen Objecte. Bei reichlichem Chlorophyllgehalte sind allseitig negativ heliotropisch die hypokotyledonen Stängelglieder (gewöhnlich fälschlich als Würzelchen bezeichnet) der Embryonen von Viscum album[4]) und ohne Zweifel aller Loranthaceen, die Zweige von Hedera Helix[5]) und von Tropaeolum majus in ihren stark gestreckten Internodien[6]), die von Ficus stipulata Thunb., die Ranken von Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea[7]), Bignonia capreolata[8]), die Stiele der reifenden Früchte der Linaria Cymbalaria. — Ob auch einzellige Organe negativen Heliotropismus besitzen, ist zwar zur Zeit noch nicht experimentell festgestellt, doch unterliegt es kaum einem Zweifel, dass die Anschmiegung der Erysiphefäden an ihre Unterlage (durch deren Con-

1) Man sehe die in § 37 in Bezug auf die sogenannte Nachtstellung der Blattstiele von Mimosa pudica und ganz besonders der Blättchen von Oxalis lasiandra gemachten Angaben.

2) Durand in Ann. sc. nat. 3. Sér. 3, p. 240; Dutrochet und Brongniart, ebends. 5, p. 65. Payer, Comptes rendus 18, p. 35. Nach Durand sind Keimwurzeln von Allium Cepa negativ heliotropisch. Die Wurzeln alter Zwiebeln dieser Pflanze sind es zuverlässig positiv.

3) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 208.

4) Dutrochet, Mém. 2. 5) Derselbe, ebends. 2, p. 68. 6) Sachs, mündlich.

7) Knight in philos. Transact. 1812, p. 314. 8) Darwin a. a. O. p. 57.

tact sie dann zu nachträglicher Steigerung des Flächenwachsthums veranlasst werden[1]), und das Eindringen der Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen, Peronosporeen und anderer aus einfachen Zellen oder Zellenreihen bestehender Parasiten in Zellen oder Spaltöffnungen der Nährpflanzen durch negativen Heliotropismus vermittelt werden.

Die Krümmung findet bei den Stängeln von Viscum, Hedera, Ficus stipulata nur auf dem Entwickelungszustande statt, während dessen diese Organe sich noch verlängern; dasselbe gilt von den Wurzeln des Chlorophytum Gayanum. Die krümmungsfähige Stelle ist hier diejenige, innerhalb deren die letzte Streckung der in den Vegetationspunkten angelegten Zellen statt findet. Die äussersten Spitzen der Wurzeln von Chlorophytum sind nicht krümmungsfähig; die jüngsten Internodien von Hedera und Tropaeolum sind positiv heliotropisch, so dass die negative Lichtkrümmung mit dem Eintritt der Bildung oder Erhärtung prosenchymatischer Gewebe zusammenzuhängen scheint[2]). Die Gewebespannung ist an den krümmungsfähigen Stellen indessen gering, namentlich bei Hedera und Chlorophytum oft kaum angedeutet. Doch bestehen in diesem Punkte individuelle Unterschiede. Die Ranken von Vitis und Ampelopsis krümmen sich vom Lichte hinweg, auch wenn sie ihr Längenwachsthum im Wesentlichen beendet haben, und wenn in ihnen eine höhere Spannung der Gewebe vorhanden ist. — Die Wurzeln von Chlorophytum krümmen sich gegen das einfallende Licht auch dann convex, wenn dessen Intensität auf ein äusserst geringes Maass vermindert ist; wenn es z. B. durch einen engen, mit 4fach über einander gelegtem Schreibpapier verschlossenen Spalt einfällt.

Nach einer scharfsinnigen Hypothese v. Wolkoff's[3]) beruht die allseitige negative heliotropische Krümmung auf dem Umstande, dass in den solcher Krümmung fähigen Organen bei einseitiger Beleuchtung, in Folge von Lichtbrechung innerhalb der cylindrischen oder kegelförmigen diaphanen Gewebe an der beugungsfähigen Stelle ein Gewebstreifen im Innern oder nahe an der von der Lichtquelle abgewendeten Aussenfläche des Organs intensivere Beleuchtung empfängt, als irgend ein anderer Theil desselben. Das Vorhandensein derartiger »Brennstreifen« ist experimentell nachgewiesen: an quer abgeschnittenen, seitlich beleuchteten Wurzelspitzen von Chlorophytum, Brassica sind sie auf der Schnittfläche dem blossen oder bewaffneten Auge sichtbar, dafern der Schnitt nahe am Vegetationspunkte geführt wurde. Wirkt diese intensivste Beleuchtung in gewohnter Weise verzögernd und hemmend auf das Ausdehnungsstreben oder die Dehnbarkeit der von ihr getroffenen Gewebe, so wird die Seite des Organs, innerhalb deren jener Gewebstreif belegen ist — also die vom Licht abgewendete Längshälfte, concav werden. — Die meisten bis jetzt bekannten Thatsachen stehen mit dieser Auffassung im Einklange nur eine im Widerspruch: die Blüthenstiele von Linaria Cymbalaria sind positiv heliotropisch; nach dem Verblühen zeigen sie, als Fruchtstiele, negativen Heliotropismus, ohne dass ein merklicher Unterschied der Diaphaneität oder der Spannung der Gewebe einträte.

Die zweite Classe negativ heliotropischer Krümmungen hat eine ungleich grössere Verbreitung. Eine Fläche oder Kante des krümmungsfähigen Organs ist von einem Gewebe gebildet, welches bei dem Empfange einer Beleuchtung von bestimmter Intensität sich stärker ausdehnt, stärker wächst, als alle übrigen Gewebe des Organs. Diese Seite oder Kante wird convex, die entgegengesetzte wird soweit eingekrümmt, als möglich, und wenn ein benachbarter fester Körper dem ein Hinderniss in den Weg stellt, an diesen fest angedrückt. Dabei ist

1) Vergl. v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, Tf. 11. 2) Sachs mündlich.

3) Die Veröffentlichung der einschlägigen im Winter 1865/66 in Heidelberg begonnenen Arbeit behält der Verf. der Zukunft vor.

Digitized by Google

es zunächst gleichgültig, von welcher Seite her die Beleuchtung das Organ trifft. Auch wenn sie zuvörderst auf die mindest ausdehnungsfähige Fläche fällt, und erst nach Durchleuchtung des Gewebes derselben die im höchsten Grade expansiven Zellwände erreicht, erfolgt die convexe Krümmung der begünstigten Seite. Doch expandiren die Zellen dieser auf die Dauer sich um so beträchtlicher, je mehr deren Fläche der zum einfallenden Lichtstrahl verticalen Stellung sich nähert. In Folge dieses Verhältnisses wird die begünstigte Kante oder Fläche mehr und mehr rechtwinklig zur Richtung der intensivsten Beleuchtung gestellt; bei ursprünglich zu ihr parallelem Auftreten der Lichtstrahlen das Organ um eine halbe Wendung gegen diese gedreht. — Sinkt die Intensität der Beleuchtung unter das, specifisch sehr verschiedene, minimale Maass, so zeigen die betreffenden Organe positiven Heliotropismus.

Diese Form des negativen Heliotropismus tritt am reinsten an jungen Prothallien von Polypodiaceen hervor. Diese Prothallien richten, bei intensiverer einseitiger Beleuchtung, ihre wachsenden Vorderenden stets nach der Richtung geringster Beleuchtung, der Unterlage sich dicht anschmiegend[1]). Diese Eigenschaft erlangen sie schon in frühester Jugend, von dem Zeitpunkte an, zu welchem das Vorderende der aus der Innenmembran der Sporen zunächst sich entwickelnden einfachen Zellenreihen in die Breite zu wachsen, zu einer Zellenfläche sich umzuwandeln beginnt[2]). Zu diesem Zeitpunkte besteht das Prothallium noch aus einer einfachen Zellschicht. Die Zunahme der Ausdehnung seiner, zur oberen werdenden Fläche kann somit nur in einer gesteigerten Expansion (Wachsthum) der Zellmembranen derselben ihren Grund haben. Ist die Beleuchtung seitlich, sehr schräge, so bleiben die Prothallien zu ihr rechtwinklig aufgerichtet, von der Lichtquelle hinweg geneigt. Kehrt man diese untere Fläche dem Lichte zu, so wird im oberen Theile der Prothallien die Incurvation in die entgegengesetzte übergeführt; der Vorderrand der Zellenfläche kippt über, und es wird die obere zuvor beleuchtete Seite desselben aufs Neue den Lichtstrahlen so dargeboten, dass sie senkrecht auf dieselbe treffen. Bei intensiver und steilerer Beleuchtung drücken sich die Prothallien dicht an ihr Substrat, den Vorderrand nach der Seite geringster Beleuchtung wendend. Gegen minder intensives Licht (etwa von der Helligkeit, dass das Lesen kleineren Druckes beschwerlich zu werden anfängt) krümmen sich die Prothallien der darauf beobachteten Polypodiaceen positiv. Die Prothallien von Osmunda regalis, die in intensiverem Lichte sich denen von Polypodiaceen ähnlich verhalten, sind auch gegen intensiveres durch ein Nordfenster von einem etwa 25° vom Zenith aus breiten Himmelstreifen her einfallendes Licht positiv gekrümmt. Die Sprossen von Marchantieen verhalten sich solchen Prothallien in der Hauptsache gleich; nur dass ihre Organisation eine weit complicirtere ist. Die verschiedensten Marchantieen zeigen hierin wesentlich übereinstimmende Verhältnisse: das bequemste Versuchsobject ist Fegatella conica. Bringt man Pflanzen derselben zu Winters Ausgang in geheizte Räume, so entwickeln sich die in der vorjährigen Vegetationsperiode angelegten Sprossen mit reissender Schnelligkeit. Aus den Einkerbungen der Vorderränder der alten, bandförmigen Stängel treten die neuen zusammengesetzten Sprossungen[3]) als fleischige Massen aus zunächst gleichartigem Gewebe von isodiametrischen, weiterhin stark in die Länge sich streckenden Zellen hervor. Entwickeln sie sich in völliger Dunkelheit, so bleiben diese Sprossungen schmal, auf dem Querdurchschnitt nahezu halbkreisförmig, in der oberen (die Oberseite der alten Sprossen fortsetzenden) Fläche etwas zusammengefaltet, bleich, und richten sich senkrecht empor. Bei schwacher seitlicher Beleuchtung — so schwach, dass sie keine oder nur geringe Chlorophyll-

1) Wigand, Botan. Unters. Brschwg. 1854, p. 35.

2) Vergl. Kaulfuss, Wesen der Farrnkräuter, fig. 15—19 der Tafel; Leszyc-Suminski, Entw. der Farrn, Tf. 1.

3) Zusammengesetzt aus einem Mitteltriebe und zwei Seitentrieben: vergl. Hofmeister vergl. Unters., p. 48.

bildung hervorruft — neigen sie sich stark gegen die Lichtquelle. Ist die Beleuchtung intensiver, so regt sie in dem Gewebe der Oberseite diejenigen Wachsthumsvorgänge an, vermöge deren gewaltige Flächenzunahme dieser Seite, die Bildung von Luftlücken unter, von Stomaten in der Epidermis dieser Seite, das Hineinsprossen von Ketten chlorophyllführender Zellen vom Boden jener Hohlungen aus zu Stande kommen[1]). Diese Flächenzunahme erfolgt ganz vorwiegend in transversaler Richtung. Sie erstreckt sich auch in die tiefer gelegenen Gewebe der Sprossen, ist hier aber minder beträchtlich. Die Oberseite wächst am stärksten, wird concav; ist sie dem Lichte genau abgewendet, so kippt sie den Vorderrand des Sprosses über; trifft das Licht den Seitenrand des Sprosses, so bewirkt die Dehnung der Gewebe seiner Oberseite eine Torsion. In allen Fällen stellt sich die Oberseite perpendiculär zu den Lichtstrahlen grösster Intensität. Die Marchantieen schattigerer Standorte (Marchantia, Fegatella) vollziehen den negativen Heliotropismus bei minder intensiver Beleuchtung, als die sonniger Wohnplatze (Reboullia, Grimaldia). Mit den letzteren stimmen Riccia glauca und Bischoffii überein. Alle diese krummen sich noch positiv bei einer Beleuchtung, welche bei Fegatella schon negative Beugung hervorruft. — Die laubigen Jungermannieen, wie Pellia, Aneura verhalten sich den Marchantieen ahnlich, nur dass die Differenz der Organisation der oberen und unteren Flächen minder beträchtlich, bei der in der Hauptbreite der platten Stängel aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Metzgeria sogar verschwindend gering ist. Durch das innige Anschmiegen an das Substrat (Baumrinde) nähert sich Metzgeria den mit dem vollkommensten negativen Heliotropismus ausgerüsteten beblätterten Jungermannieen: Frullania dilatata und Radula complanata, von denen namentlich die erstere ihre jungen Auszweigungssysteme glatter Buchenrinde so dicht anpresst, dass sie aussehen wie darauf gemalt. Die untre, vom Licht in Bezug auf Flächenausdehnung minder geförderte Seite ist auch hier eine ganz bestimmte: diejenige, welcher die kleineren Abschnitte der zweilappigen, in der Mittellinie zusammengefalteten Blätter zugewendet sind. Nie wird während der Entwickelung der Pflanze, möge sie sich noch so weit ausbreiten und verzweigen, diese Richtung gewechselt. An allen, sämmtlich in einer Ebene liegenden Verzweigungen liegen die oberen Hälften der Blätter an der beleuchteten Seite. Das Gleiche gilt auch von den übrigen baum- und den erdbewohnenden beblätterten Jungermannieen, die sämmtlich ebenfalls negativ heliotropisch sind, endlich auch von den Selaginellen mit vierzeilig stehenden, grösseren unteren und kleineren oberen Blättern, wie Selaginella hortorum, caesia u. s. w. — Bei der Zimmercultur haben sich alle darauf beobachteten Jungermannieen bei sehr gemilderter Beleuchtung positiv heliotropisch gezeigt.

Besonders auffällig tritt negativer Heliotropismus an Blättern und Stängeln vieler Laubmoose hervor. Er richtet die schräg dreizeilig stehenden Auszweigungen in eine einzige, zur Richtung der stärksten Beleuchtung senkrechte Ebene bei vielen Hypneen (Hypnum splendens, Neckera z. B.), er richtet die schief dreizeilig gestellten Blätter kammformig bei Hookeria lucens, Neckera complanata u. A., er führt dreizeilige Blattstellung vollständig in zweizeilige über bei Schistostega, Fissidens (S. 140). Auch in allen diesen Fällen bleibt die einmal zur oberen gewordene Seite dauernd die obere.

In grösster Ausdehnung tritt endlich die nämliche Erscheinung bei der Entfaltung der Blätter von Gefässpflanzen hervor, deren Flächen klein, deren Oberseiten häufig zusammengefaltet oder eingerollt bleiben, wenn Knospen in der Dunkelheit sich entwickeln; die aber in ihrer ganzen Fläche, meist am stärksten auf der oberen Seite (Ausnahmen in umgekehrter Richtung bieten z. B. die in der Knospe rückwärts eingerollten von Primula chinensis) an Ausdehnung rapid zunehmen, wenn sie von genügend intensiver Beleuchtung getroffen werden.

Prädisposition bestimmter Theile eines Organs zu activem oder passivem Heliotropismus wurde bisher nur an chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen beobachtet. Diese Erscheinung dürfte von Bedeutung sein. — Es lag nahe, die Ursache der Zunahme der Flächenausdehnung bei Beleuchtung an zum negativen Heliotropis-

1) Vergl. Mirbel in Mém. acad. Sc. Paris 13, p. 339; Hofmeister vergl. Unters., p. 53.

mus prädisponirten Geweben in der Wärme zu suchen, welche das Sonnenlicht strahlend begleitet oder zu der innerhalb des beleuchteten Gewebes Licht sich umsetzt. Das Experiment hat diese Vermuthung entschieden verneint. Versuche, die ich in verschiedener Art anstellte, und bei denen ich auf im Dunkeln sich entwickelnde Sprossen von Fegatella conica intensive dunkele Wärmestrahlen dauernd einwirken liess, hatten gar keinen Erfolg. Die Sprossen wurden von der strahlenden Wärme in keiner Weise afficirt.

Wie alle auf Gewebespannung beruhenden Bewegungserscheinungen an Pflanzen treten auch die des negativen Heliotropismus um so intensiver ein, unter je günstigeren Vegetationsbedingungen die Pflanze sich befindet, je höher namentlich innerhalb der der Pflanze zuträglichen Temperaturgränze die Wärme steigt. Bei niedriger Temperatur sind viele der heliotropischen Organe gegen Lichteinfluss sehr unempfindlich; dies gilt vor Allem von den zu positivem oder negativem Heliotropismus prädisponirten.

Der schroffe Gegensatz, in welchem die Krümmung gegen das Licht solcher Pflanzentheile, die in bestimmten Geweben zu positivem oder negativem Heliotropismus prädisponirt sind, gegen den gemeinen Heliotropismus auf den ersten Blick zu zeigen scheint, wird vermittelt durch die Erfahrung, dass wenigstens in einigen sicheren Fällen diese Prädisposition durch den Einfluss des Lichtes erst hervorgerufen wird. Organe, welche weiterhin an sich selbst entschiedenste Prädisposition zum Heliotropismus einer ihrer Hälften zeigen, und welche später entwickelten ihnen homologen Organe vermöge dieses ihres Heliotropismus in Stellungsverhältnisse zu der Beleuchtung versetzen, die in diesen gleichartige Differenzirungen hervorrufen, verhalten sich ursprünglich gegen den Lichteinfluss an allen, oder (bei platter Form) an zwei einander gegenüberliegenden Flächen ganz in der nämlichen Weise. Eine kurze Frist andauernde bevorzugte Beleuchtung einer gegebenen Fläche des jugendlichen Organs aber versetzt diese in den Zustand der gesteigerten Empfindlichkeit gegen den Einfluss des Lichts. Ob die eine oder die andere Fläche des Organs der intensiven Beleuchtung zugewendet wird, hängt von Zufälligkeiten ab. Hat aber einmal die stärkere Beleuchtung dieser Fläche ihre Wirkung geübt, so bestimmt die dadurch herbeigeführte Entwickelungsrichtung des Pflanzentheils auch diejenige aller an und aus ihm sich entwickelnden ähnlich beschaffenen Organe.

Seit längerer Zeit ist ein derartiger Fall bekannt: die Beeinflussung der Entwickelungsweise der Brutknospen der Marchantia polymorpha durch die Beleuchtung. Diese Brutknospen entstehen aus Wachsthum und Zellvermehrung der Endigungen haarähnlicher, in eigenartig gestalteten Behältern auf der Oberseite der flachen Stängel sich entwickelnder Sprossungen[1]) in der Richtung transversal zur Längsachse der Sprossen[2]), sind platte, kuchenförmige Körper aus in der Mitte zwei, am Rande einer Zellschicht bestehend, mit zwei tiefen Einbuchtungen der Seitenwände, in deren Grunde die Vegetationspunkte zweier, in Bezug auf die Achse der Brutknospe seitlicher Achsen stehen. Beide Flächen der Brutknospen sind einander völlig gleichartig. Um zu entscheiden, ob von vorn herein eine der beiden Flächen dieser Brutknospen zur Entwickelung der Luftkammern enthaltenden Oberseite des Sprosses, die andere zu der, Wurzelhaare hervorbringenden Unterseite des Sprosses prädisponirt sei, legte Mirbel[3]) mehrere Hundert von Brutknospen mit einer der Flächen auf feuchten Sand: stets bewurzelte sich die untere, stets entwickelte die obere Luftlücken und Stomata. Schon hieraus geht her-

1) Mirbel in Mém. Ac. sc. Paris 13, p. 349. 2) Hofmeister, vergl. Unters., p. 50.
3) a. a. O. p. 353.

vor, dass beide Flächen ursprünglich gleichwerthig sind, und nur durch die bei der Aussaat zufällig empfangene Lage in ihren späteren Functionen bestimmt werden. Zur Beantwortung der Frage, wie bald diese Beeinflussung sich definitiv geltend machte, säete Mirbel eine grössere Zahl von Brutknospen platt auf feuchten Sand, und wandte sie nach 24 Stunden sämmtlich um. Die Frist von 24 Stunden hatte genügt, den Entwickelungsmodus beider Flächen zu bestimmen. Die ursprünglich untere hatte sich reichlich bewurzelt; die Haarwurzeln wuchsen nach der Umkehrung weiter, senkten sich im Bogen abwärts und drangen in den feuchten Sand. Gleichzeitig entwickelte auch die bisher wurzellose, jetzt nach unten gewendete Fläche in noch reichlicherem Maasse Haarwurzeln. Die seitlichen Sprossen der Brutknospe wuchsen in die Länge, erhoben sich von Boden, kippten nach einigen Tagen ihre Vorderränder über, und boten dadurch die am ersten Tage nicht bewurzelte Fläche der intensivsten Beleuchtung dar. Diese Fläche erhielt dann bald Luftkammern und Stomata; die entgegengesetzte entwickelte fert und fert Wurzelhaare in Menge[1]). — Dass die Lichteinwirkung, und nicht der Contact mit dem feuchten Boden, das die Prädisposition der oberen Stängelfläche zum negativen Heliotropismus bestimmende Agens ist, ergiebt sich daraus, dass diese prädisponirte Fläche 24 Stunden nach der Aussaat umgedrehter Brutknospen in ihren älteren Theilen durch die Berührung mit nassem Sand noch zur Bewurzelung angeregt werden, während andre, jüngere Theile derselben Flächen sich bereits negativ heliotropisch krümmen. Aehnliche Vorgänge kommen bei der Keimung von Gefässkryptogamen und Muscineen mehrfach vor. Die Blätter an den ersten beiden Gabelzweigen der Embryonen von Selaginella hortorum werden innerhalb des Prothalliums in gleicher Grösse angelegt. Erst wenn, nach dem Hervorbrechen aus dem Prothallium, nach der Entfaltung der beiden opponirten Blätter der ersten beblätterten Achse der Keimpflanze diese Blattanlagen in Folge beginnender Längsentwickelung der sie tragenden Achsen dem Lichte sich darbieten, wird die Entwickelung der der Lichtquelle abgewendeten Reihen von Blättern gefördert, die der ihm zugewendeten minder begünstigt, und gleichzeitig tritt die gegen das Licht convexe Krümmung der Seite der Stängel ein, an welcher die Längsreihen kleinerer Blätter stehen. Auch an den Sprossen erwachsener Pflanzen sind die jüngsten Blattrudimente zunächst von gleicher Grösse[2]). — Die Prothallien der Farrnkräuter werden bei der Verbreiterung der Enden der einfachen Zellreihen, die bei der Sporenkeimung zunächst sich bilden, zu Zellenflächen nur durch den Lichteinfluss in Bezug auf die Richtung dieser Verbreiterung bestimmt. Hat aber die Anlegung der Zellenfläche einmal begonnen, so ist die obere Seite derselben dauernd die zum negativen Heliotropismus prädisponirte. Das Verhältniss ist somit ganz das Nämliche, wie bei der Entwickelung der Brutknospen von Marchantia polymorpha. Das Gleiche gilt von der Keimung aller darauf untersuchten Marchantieen und Riccieen, und derjenigen der laubigen und beblätterten Jungermannieen. Alle die Keimung beginnenden Sporen von Pellia epiphylla z. B. wachsen zuerst transversal, und parallel in dunklen Unterlagen, und theilen ihre mittleren Zellen zunächst durch auf der Ebene der Unterlage senkrechte Wände, die Neigung der Unterlage gegen den Horizont sei welche sie wolle. — Keimende Sporen von Fegatella conica, Frullania dilatata entwickeln zunächst einen kugeligen Zellenkörper, an dessen einer Extremität die Bildung des ersten beblätterten Sprosses eintritt. Die beblätterte Fläche desselben bei Fegatella, die Unterblätter tragende Seite desselben bei Frullania ist constant der Unterlage zu-, der intensivsten Beleuchtung abgewendet, möge das Licht die Pflanzen von oben, von der Seite, oder schräg von unten treffen u. s. w.

Auf die Hervorrufung derselben Prädisposition innerhalb bestimmter Flächen der Blätter von Gefässpflanzen können derartige Erwägungen keine Anwendung finden. Auch Blätter, welche in tiefster Finsterniss angelegt wurden (diejenigen unterirdischen Achsenorgane, die tief unter dem Boden sich bildeten) zeigen bei der Entfaltung am Lichte den negativen Heliotropismus der Oberseite ganz ebenso, wie Blätter die unter vom Tageslichte durchleuchteten Hüllen (Knospendecken) oder

1) Mirbel a. a. O. p. 354—356. 2) Hofmeister, vergl. Unters., Tf. 23, f. 8b.

Google

frei in der Luft ausgebildet wurden. Hier ist, wie in so vielen andern Fällen, der Erklärungsversuch genöthigt, zu Darwin's scharfsinniger Hypothese des Fest- und Erblichwerdens von solchen, zunächst zufällig eingetretenen Entwickelungsvorgängen zu greifen, welche für das Gedeihen der Pflanze als förderlich, als zweckmässig sich erwiesen.

Licht, welches anderen Quellen entstammt, als der Sonne, äussert auf des Heliotropismus fähige Pflanzentheile eine ähnliche Einwirkung, wie das Sonnenlicht. Keimende Roggenpflanzen krümmen sich concav gegen die Lichtstrahlen, die von einem Paar durch den elektrischen Strom weissglühend gemachten Kohlenspitzen ausgehen [1]). Junge Pflanzen von Lepidium sativum beugen sich gegen die Strahlen einer Kerasinlampe hin [2]).

Die verschiedenen Theile des Sonnenspectrum sind bei den heliotropischen Krümmungen sehr ungleich betheiligt. Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die positive heliotropische Krümmung von den brechbarsten Strahlen des Spectrum am stärksten angeregt wird; von denjenigen Strahlen, welche vorzugsweise chemische Wirkungen üben [3]). Die genauesten Versuche über diesen Gegenstand sind die von Guillemin angestellten [4]). Er fand, dass alle Strahlen des Spectrum heliotropisch positive Krümmungen hervorrufen, aber in sehr ungleichem Grade. Es bestehen zwei Maxima dieser Krümmungserregung im Spectrum: das eine liegt zwischen den Linien *H* und *J*, im Ultraviolett, das zweite minder ausgeprägte zwischen *E* und *b*, mitten im Grün. Das Minimum der Incurvation liegt in der Nähe der Linie *F*, im Blau. — Die meisten Versuche über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Pflanzen wurden nicht mit Hülfe des Spectrum, sondern mit durch farbiges Glas oder farbige Flüssigkeitsschichten gegangenen Lichte angestellt, dessen Beschaffenheit in den neueren derartigen Experimenten durch das Spectroskop geprüft wurde [5]). Monochromatisches Licht ist auf solchem Wege nicht zu erhalten, wohl aber oligochromatisches. Sachs brachte seine Versuchspflanzen in ein Licht, welches eine etwa 1 Cm. dicke Schicht einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali, oder von Kupferoxydammoniak passirt hatte. Das erstere Licht enthält nur rothe, gelbe und einen Theil der grünen Strahlen, das zweite nur violete, blaue und einen Theil der grünen. Das durch Lösung doppeltchromsauren Kali's gegangene Licht wirkt nicht auf photographisches Papier. In diesem Lichte beobachtete Sachs gar keine positive Lichtkrümmung seiner Versuchspflanzen; in dem durch Kupferoxydammoniak gegangenen eine sehr intensive, obwohl dieses Licht weit minder intensiv war, als jenes. — Es bestehen in Beziehung der Empfindlichkeit der positiven Lichtbeugung fähiger Organe gegen ein Licht, welches das salpetersaure Silberoxyd nicht mehr reducirt, grosse specifische Differenzen. Bei meinen Wiederholungen von Sachs' Versuchen wuchsen Lepidium sativum, Sinapis alba, Lupinus albus unter einer Schicht einer Lösung von chromsaurem Kali steif aufrecht; Erysimum Perofskianum dagegen krümmte sich in dem nämlichen Apparate gleichzeitig energisch gegen das Licht.

Heliotropisch prädisponirte Organe verhalten sich zu den differenten Strah-

1) Hervé-Mangon, Compt. r. 1861, 1, p. 243.
2) Famintzin in Mém. Ac. St. Petersb. 8, 1865, p. 14 der Abhandl.
3) Literatur bei Sachs in Bot. Zeit. 1864, p. 353.
4) Guillemin in Ann. sc. nat. 4. Sér. 7, p. 154.
5) So namentlich in den ausgedehnten Versuchen von Sachs, a. a. O. p. 361.

len des Spectrum verschieden von den allseitig gleichmässig heliotropischen Organen. Die allseitig negativ heliotropischen Wurzeln von Chlorophytum Gayanum wenden sich in blauviolettem Lichte ebenso energisch vom Lichte hinweg, als im Tageslichte; gegen rothes, nahezu monochromatisch rothes Licht sind sie indifferent, scheinen sich eher dem Lichte zuzuwenden. Im roth–orange–gelb–grünen Lichte wachsen sie gerade abwärts. Austreibende Sprossen von Fegatella conica verhalten sich umgekehrt, dafern die Intensität der Beleuchtung hinreichend war, die Verbreitung der Oberseite der Sprossen einzuleiten[1].

36[b]. **Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen ausschliesslich durch Temperaturschwankungen.**

Es giebt Gewebe, welche in ihrer Spannung ganz vorzugsweise von der Temperatur beeinflusst werden. Auf diesem Verhältniss beruht das sich Oeffnen und Schliessen vieler Blüthen. Die Blumen von Tulipa Gesneriana öffnen sich bei Erwärmung, schliessen sich bei Abkühlung, indem eine Gewebmasse der Oberseite der Perigonialblätter, von geringem Umfange, dicht über der Einfügungsstelle dieser Blätter in der Blüthenachse belegen, bei wachsender Temperatur sich ausdehnt, bei sinkender ihre Ausdehnung vermindert. Temperaturschwankungen von 4° C. genügen, den Vorgang hervorzurufen. Er findet in hellem Tageslichte, wie in tiefer Dunkelheit statt; in atmosphärischer Luft ebenso gut, wie in Wasser. Wird das Gewebe mit Wasser völlig durchtränkt, wird die in den Intercellularräumen des Parenchyms enthaltene Luft durch Wasser verjagt, so erlischt die Empfindlichkeit dieses Gewebes für Temperaturänderungen. — Die Involucralblätter und Randblüthen der Inflorescenzen von Taraxacum officinale und anderer Cichoriaceen verhalten sich analog; bei Temperaturerhöhung springend, bei Abkühlung zusammenneigend, unabhängig von Beleuchtung und Verdunstung[2].

§ 37.

Vorübergehende Verminderung der Spannung von Zellmembranen, in Folge äusserer Einwirkungen; Reizbarkeit.

Dieselben Einflüsse, welche bei sehr intensiver Einwirkung die Spannung der Zellmembranen dauernd vernichten, rufen nur eine vorübergehende Verringerung des Ausdehnungsstrebens expansiver Membranschichten und Membranen hervor; dafern die Intensität der Einwirkung ein bestimmtes, für verschiedene Pflanzen und Organe specifisch verschiedenes Maass nicht übersteigt. Es bewirken solche Einflüsse eine Verminderung der Fähigkeit der Membranen der Schwell-

1) v. Wolkoff, nach im heidelberger botanischen Laboratorium 1865/1866 ausgeführten Untersuchungen. Diese Thatsachen sind eine kräftige Stütze der S. 293 mitgetheilten Hypothese: die Brennstreifen des rothen, des aus Roth, Gelb und Grün gemischten, und des blauvioletten Lichtes fallen in verschiedene Tiefen der Wurzeln des Chlorophytum. v. Wolkoff führt aus, dass der Brennstreif des rothen Lichts über die der Lichtquelle abgewendete Kante des in grösster passiver Spannung befindlichen Hohlcylinders aus Gefässbündeln weit hinaus fallen konne, der des gemischten zum grossen Theile, der des blauvioletten gänzlich in denselben hinein. Im ersteren Falle würde derselbe gar nicht, im zweiten bis zur Verhinderung des Eintritts eines positiven Heliotropismus, im dritten sehr beträchtlich afficirt werden.

2) Hofmeister in Flora 1862, p. 516.

gewebe zur Wasseraufnahme. Sie vermögen dann nicht die ganze Masse des aufgenommenen Wassers in sich zurückzuhalten, ein Theil desselben wird ausgestossen. Die Membran erleidet eine Verminderung ihres Volumens, die zunächst nur in Richtung senkrecht auf die Fläche als Verminderung der Dicke sich geltend machen kann, wenn die austretende Flüssigkeit an den Zelleninhalt abgegeben wird. Innerhalb der in den Flächen der Zellhaut liegenden Richtungen kann eine Verringerung der Dimensionen vorerst nicht stattfinden, weil der flüssige Zelleninhalt nicht compressibel ist und eine Verminderung der Flächenausdehnung der Membran widersteht. Verminderung der Membrandicke, Zunahme des Zellraumes und Zunahme des Volumen der Inhaltsflüssigkeit sind einander gleich. Wo aber Einrichtungen bestehen, welche bewirken, dass ein Theil der von solchen Zellenwänden ausgestossenen Imbibitionsflüssigkeit von anderen Theilen des Organs aufgenommen werde (so bei dem Angränzen eines von der einwirkenden Schädlichkeit nicht betroffenen expansiven Gewebes), da erfolgt aus der Verringerung der Wassercapacität der Membranen eine Abnahme ihres Volumens, unter Umständen auch eine Abnahme des Volumens der von ihr umschlossenen, einen Theil ihrer Inhaltsflüssigkeit verlierenden Zellhöhlen nach allen Richtungen des Raumes, und damit eine Aenderung des Spannungszustandes der Gewebe, welche in einer Aenderung von Form und Richtung des Pflanzentheils hervortritt. — Umhüllen passiv gedehnter Zellen in flächenförmiger Anordnung als Mantel ein Schwellgewebe, das einen Theil des Wassergehalts seiner Membranen an die Zellräume abgiebt, und ist die Dehnbarkeit der Wände jener umhüllenden Zellen nach verschiedenen Richtungen beträchtlich verschieden, da wird die Gewebmasse ihre Ausdehnung in Richtung der geringsten Dehnbarkeit jener Zellmembranen vermindern, während der allseitig wirkende Druck des flüssigen Inhalts der inneren Gewebzellen die Ausdehnung in Richtung der grössten Dehnbarkeit derselben vermehrt. Auch auf diesem Wege kann eine Aenderung der Form der einzelnen Zellen, eine Aenderung von Form und Richtung des ganzen Organs sich vollziehen. Sind die Zellen mit passiv gedehnten Membranen z. B. zu einem Cylindermantel angeordnet und seien ihre Wände, in Richtung der zur Achse rechtwinkligen Tangenten in höherm, der Achse parallel dagegen in nur geringerem Grade dehnbar. Befinde sich ferner im Innern dieses Mantels eine cylindrische Masse von Zellgewebe, dessen Wände einen Theil ihres Imbibitionswassers verlieren, und dessen Zellen langgestreckte Gestalt haben, so dass parallel der Achse des Cylinders auf einen Maasstheil eine grössere Masse von Wandsubstanz kommt als in transversaler Richtung; so wird, wenn durch Wasserverlust die Zellwände an Volumen verlieren, der an Volumen wachsende Zelleninhalt zunächst auf die an Wasser ärmer gewordenen Membranen einen Druck üben; sie mechanisch ausdehnen. Die Spannung der Zellhäute geht nicht verloren. Aber während sie vorher, durch die Art der Einlagerung des Imbibitionswassers in die Membranen vorzugsweise bedingt, in den Richtungen parallel den Flächen der Membranen (und da parallel der Achse des Cylinders die Membranflächen die grösste Ausdehnung haben, in Richtung dieser Achse) in überwiegender Weise sich äusserte, beruht sie jetzt hauptsächlich auf hydrostatischem Drucke, der nach allen Richtungen gleichmässig wirkt. Dieser Druck pflanzt sich bis auf die Aussenwände des umhüllenden Zellenmantels fort. Er dehnt diese hauptsächlich in der Richtung ihrer grössten Dehnbarkeit, trans-

versal, während sie zuvor, durch die longitudinal wirkende Expansion der Membranen des inneren Gewebes, der Länge nach gedehnt waren. So muss sich der Cylinder zugleich verkürzen und verdicken. — Die äusseren Einwirkungen, auf welche hin diese Erscheinungen zu Stande kamen, sind wesentlich die nämlichen, welche die Volumenverminderungen, die Verringerungen der Fähigkeit zur Wasseraufnahme des lebenden Protoplasma hervorrufen: mechanische Erschütterung, elektrische Entladungen, plötzliche Aenderung der Temperatur, der chemischen Beschaffenheit des die Zellen berührenden Medium (wie Aenderung der Concentration des die Zellen benetzenden Wassers, oder Aenderung des Wassergehalts der sie umgebenden atmosphärischen Luft oder Ersetzung dieser Luft durch eine andere Gasart oder ein anderes Gasgemenge), der Eintritt bestimmter Temperaturextreme. Mit der Art der Wirkung dieser Einflüsse auf das lebende Protoplasma stimmt diejenige auf lebende Zellmembranen auch darin überein, dass sie eine vorübergehende ist, wenn die Einwirkung das bestimmte Maass einhält. Es stellt sich, während ihrer Fortdauer oder nach ihrem Aufhören, der frühere Zustand der expansiven Membran wieder her. Die Beeinflussung des Ausdehnungsstrebens der expansiven Membran wirkt somit als Reiz. Die mässige, den Turgor der Zellhaut nicht vernichtende Einwirkung jener Agentien übt auf die Zellmembranen der meisten Gewächse einen nur geringen Effect. Die durch sie hervorgerufenen Aenderungen des Spannungszustandes, welche von der Lebensthätigkeit der Pflanze wieder ausgeglichen werden können, sind nicht sehr beträchtlich; die darauf folgenden Richtungsänderungen oft wenig in die Augen fallend; das Maass der Intensität des Reizes, dessen es bedarf, um auch nur diese geringe Wirkung hervorzurufen, ist meist ein ziemlich hohes. Aber die Empfindlichkeit der Zellmembranen gegen solche Reize ist eine im Pflanzenreiche allgemein verbreitete Erscheinung. Bei einer Minderzahl von Gewächsen ist die Wirkung der Reize auf die Membranen bestimmter Zellen oder Zellengruppen augenfälliger, die durch sie hervorgerufenen Aenderungen des Volumens und der Spannung expansiver Membranen sehr beträchtlich: solche Gewächse werden reizbare oder sensitive genannt.

Es ist eine allgemeine Erscheinung, dass saftreiche Theile von Gefässpflanzen, innerhalb deren Spannung der Gewebe besteht, nach heftiger mechanischer Erschütterung ihre Richtung ändern. Schüttelt man einen jungen geraden Spross z. B. einer Weinrebe, eines Hollunders, einer Robinie kräftig mit der Hand, so zeigt er nach dem Aufhören der Erschütterung eine starke Krümmung, die erst nach längerer Zeit sich ausgleicht. Starke Zerrung eines Sprosses an beiden Enden hat häufig ähnliche Wirkung. Ein ebenso behandeltes lebhaft vegetirendes Blatt (des Rebstocks z. B.) wölbt seine untere Fläche convex. Diese Krümmungen beruhen nicht allein auf örtlicher Erschlaffung des Gewebes, das durch die Last von ihm getragener Theile abwärts gezogen würde. Denn es geht die Beugung nicht in die entgegengesetzte über, wenn man den gekrümmten Spross mit der convexen Kante nach unten wendet. Sie gleicht sich sogar nicht vollständig aus, dafern die Pflanze nicht überhaupt welk war. Häufig erfolgt sie dem Zug der Schwere entgegen; der Stiel eines seitlichen Blüthenkopfs von Echinops z. B. krümmt sich nicht selten gegen den Erdboden convex. Die so gekrümmten Pflanzentheile haben sich nach allen Dimensionen vergrössert; alle Kanten sind länger geworden, auch die concaven, und der Umfang hat zugenommen. Zu-

gleich sind sie minder straff, als vorher, ihr Turgor hat sich etwas vermindert. Eine auf ihn wirkende Last, bei Sprossen z. B. das Gewicht des an der Krümmung nicht betheiligten Endstückes, beugt den Spross stärker nach abwärts, als dies zuvor, vor der Erschütterung geschah. Hieraus geht zunächst hervor, dass vermehrte Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe an dem Vorgange einen wesentlichen Antheil hat. Durch das Hin- und Herschleudern bei der Erschütterung wie durch die Zerrung sind alle Theile des Organs in die Länge gedehnt worden. Hört die Ursache der gewaltsamen Dehnung auf, so werden die Widerstand leistenden Zellwände vermöge ihrer Elasticität sich bestreben, auf ihre früheren Dimensionen zurückzukehren. Aber die Nachwirkung der erlittenen Dehnung hat ihre Elasticität etwas gemindert. Sie sind dehnbarer geworden; sie folgen mehr als vorher der Expansion der Schwellgewebe. Der Pflanzentheil wird länger und dicker, sein Turgor nimmt ab. War die Dehnung einseitig stärker — ein Fall, der bei Schütteln durch Zufall fast immer eintreten wird — so wird auch die Steigerung der Dehnbarkeit einseitig gemehrt; und an dieser Seite wird der Spross convex werden. Aber diese Verhältnisse sind es nicht allein, welche die Erscheinung bestimmen. Denn an geeigneten Objecten bewirkt eine Beugung bestimmten Maasses eine Krümmung des Organs, welche grösser ist, als die gewaltsame Beugung. Wenn neben einer Uhr mit schnell schwingendem Pendel ein dünner gerader Spross (von Clematis glauca z. B.) senkrecht so aufgestellt wird, dass jeder zweite Ausschlag des Pendels den Spross nahe an dem einen Ende trifft und etwas zur Seite beugt, so krümmt sich nach einiger Zeit der Spross so stark, dass er vom Pendel nicht mehr erreicht wird[1]). Da es unmöglich ist, dass eine gewaltsame Dehnung eines elastischen Körpers eine Nachwirkung hervorbringe, welche ihr eigenes Maass übersteigt, so kann jene, die gewaltsame Beugung übersteigende Krümmung nur darin ihren Grund haben, dass die Compression, welche die Schwellgewebe der bei der Beugung concav werdenden Stängelhälfte erleiden, ihr Ausdehnungsstreben beeinträchtigt. Es treten ferner sehr häufig Krümmungen von Sprossen und Blättern ein, denen ähnlich, welche auf Erschütterung erfolgen, wenn die Expansion der Schwellgewebe überhaupt dadurch gesteigert wird, dass die unverletzten Pflanzentheile in Wasser gelegt werden. So rollen z. B. die Blätter flachblätteriger Arten von Allium sich ein, oder sie vermehren Maass und Zahl ihrer Torsionen, wenn sie halbstundenlang oder länger in Wasser sich befinden. Junge Sprossen von Vitis, Salix, Inflorescenzzweige von Scabiosen krümmen sich unter gleichen Umständen sprenkelförmig. Blätter von Pelargonium zonale wölben die Unterseite stark convex u. s. w. Daraus geht hervor, dass unter Umständen bestimmte Parthieen eines und desselben Schwellgewebes eine grössere Affinität zum Wasser besitzen, als andere; eine Differenz der Affinität, die zwar nicht dazu hinreicht, dass bei dem unter normalen Verhältnissen gegebenen Wassergehalt des Organs die mit höherer Capacität für Wasser begabten Gewebsparthieen den anderen Wasser entziehen, um vermittelst dessen Aufnahme sich stärker zu expandiren, die aber bei reichlicherer Wasserzufuhr sofort durch die relativ stärkere Ausdehnung jener als Krümmung des Organs in die Erscheinung tritt.

Deutlicher noch kommt die vorübergehende Verminderung des Turgor der

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; u. Pringsh. Jahrb. 2, p. 259.

Zellhaut an einfacher gebauten Organismen zur Erscheinung. Zwar an den unverletzten Zellen solcher wirkt die Spannung des flüssigen Zellinhalts dem Hervortreten örtlicher Abnahme der Spannung der Zellhaut entgegen. Man kann eine Stammzelle oder lange Blattzelle einer Nitella beugen, selbst knicken oder örtlich derb quetschen, es stellt sich dennoch nach Aufhören des mechanischen Eingriffs die frühere Spannung der Zellhaut völlig wieder her. Es ist ein Verhältniss, ähnlich dem, welches an einem prall mit Luft oder mit Wasser erfüllten, beiderseits geschlossenen Darmstücke sich zeigt. Anders wenn das Lumen der Zelle geöffnet wird. Durchschneidet man mittelst einer scharfen Scheere eine solche auf einer Glasplatte in Wasser liegende Nitellazelle, so strömt zunächst ein grosser Theil des flüssigen und halbfesten Zelleninhalts rasch aus. Die Hautschicht des Protoplasma aber mit den ihr anhaftenden Chlorophyllkörpern bleibt der Innenfläche der Zellhaut dicht angeschmiegt. Jetzt erweiset sich die Zellmembran auch gegen geringfügigen mechanischen Druck höchst empfindlich. Quetscht man sie örtlich unter dem Mikroskop mittelst einer flach aufgelegten dünnen Nadel, so wird die cylindrische Membran an der Berührungsstelle platt gedrückt. Der Eingriff kann ziemlich rauh sein, und die Dislocation des protoplasmatischen, das Chlorophyll enthaltenden Wandbelegs in einer ganzen Querzone der Zelle bewirken. Es stellt sich gleichwohl nach kurzer Ruhe der frühere Turgor der Zellhaut, und damit die genau cylindrische Form derselben wieder her. Wenn unmittelbar nach der Quetschung die Zelle von ihrer Unterlage emporgehoben wird, so zeigt sie sich an der platt gedrückten Stelle schlaff. Das vom Unterstützungspunkte aus jenseits derselben gelegene Stück knickt ein und hängt herab. Wenn die Cylinderform der Membran sich wieder hergestellt hat, so ist die Zellhaut ihrer ganzen Länge nach wieder straff; von der Unterlage emporgehoben und wagrecht gehalten bleibt sie steif, selbst wenn ihr nicht unterstütztes Ende eine mässige Last; an Stammzellen etwa einen Blattquirl trägt. — Aehnliche Versuche lassen sich an langen Zellen dicker Fäden von Cladophora fracta, und an den dickwandigen Vaucherien des Brackwassers anstellen.

Die höchste Empfindlichkeit gegen mechanische Erschütterung zeigen die expansiven Zellmembranen der im engsten Sinne sensitiven Pflanzenorgane. Der Aufbau derselben bietet zweierlei Modificationen. Bei der ersten sind in zwei gegenüber liegenden Hälften des Organs Schwellgewebe der Art in antagonistischer Gegenwirkung, dass die Expansion beider, sich das Gleichgewicht haltend, die Richtung des ruhenden, nicht gereizten Organs bestimmt. Von diesen Schwellgeweben verliert das eine auf geringe mechanische Erschütterung seinen Turgor; es erschlafft, und nun hat die Thätigkeit des antagonistischen Schwellgewebes freien Spielraum. Dieses expandirt sich, es macht die Hälfte des Organs convex, in welcher es belegen ist, und ändert so dessen Form und Richtung. Allmälig erlangt das specifisch reizbare erschlaffte Zellgewebe den früheren Turgor wieder. Es überwindet mehr und mehr die seiner Expansion entgegenstrebende Kraftäusserung des antagonistischen Gewebes, und stellt endlich den früheren Formen- und Richtungszustand vollständig wieder her. Als leichtest zu controlirendes Beispiel derartiger Organisation reizbarer Organe sei zunächst das Gelenkkissen des Hauptblattstiels der Mimosa pudica erörtert: eine gestutzt kegelförmige, an der Oberseite etwas abgeplattete Zellenmasse, unter der Epidermis aus einer dicken Ringschicht dickwandigen Schwellgewebes ohne Intercellular-

räume bestehend, die von einem Gefässstrange durchzogen wird, der von einem Cylindermantel dünnwandigen, Intercellularräume enthaltenden Parenchyms umgeben ist. Letztere beide Gewebe sind bei der Bewegung indifferent. Die untere Hälfte des Gelenkkissens ist die specifisch reizbare. Erfahren ihre Zellmembranen eine Dehnung oder Compression, sei es durch örtlichen Druck — etwa durch Betupfen mittelst einer stumpfen Nadel, — sei es durch eine Zerrung — etwa durch Beugung des Blattkissens nach einer beliebigen Richtung, — so tritt sofort Volumenverminderung der unteren Gelenkhälfte ein. Sie nimmt sichtlich an Umfang ab, während die obere Gelenkhälfte sich ausdehnt und dadurch das Blattgelenk nach unten beugt. Den mikroskopischen Einblick in das Verhalten der Zellwände bei diesem Vorgange gestattet die[1] Methode der Betrachtung dünner Längsdurchschnitte des Blattkissens, welche an der oberen Kante etwas dicker sind und in Wasser liegen. Die Wasseraufnahme der Zellwände der oberen Gelenkhälfte, verbunden mit der durch den Schnitt bewirkten Reizung der unteren, bringt dann ähnliche Lagenverhältnisse hervor, wie sie im unverletzten gereizten Gelenke obwalten. Es ist dann deutlich, dass die Wände der Zellen der unteren Gelenkhälfte, verglichen mit solchen aus (durch Chloroform) unreizbar gemachten Bewegungsorganen nach allen Richtungen der Fläche an Ausdehnung verloren, an transversalem Durchmesser nicht merklich gewonnen haben. Die Zellhöhlen sind beträchtlich kleiner, die Zellmembranen nicht erheblich dicker, als im unempfindlich gewordenen Bewegungsorgane. Sie haben also ihr Volumen verringert. Dies kann nur durch den Verlust von Imbibitionswasser geschehen sein, von Wasser, welches ebenso von den sich expandirenden Zellwänden der oberen Gelenkhälfte aufgenommen wird, wie die aus den sich verengenden Zellräumen der unteren Hälfte ausgetriebene Flüssigkeit von den sich erweiternden Zellräumen der oberen. — Nach erfolgter Reizung, nach Senkung des Blattstiels ist das Blattgelenk minder straff als vorher. Misst man den Winkel, welchen der Blattstiel vor der Reizung mit dem wagrecht aufgestellten Stängelstück über ihm macht: — kehrt man sodann die Pflanze um, und misst wiederum den Winkel zwischen Blattstiel und Stängel, so giebt die Differenz beider Winkel einen relativen Werth für die Steifigkeit des Blattgelenks. An dem gereizten Blattstiel ist diese Differenz grösser, das Gelenk also vergleichungsweise erschlafft[2]. Hieraus folgt, dass durch die Reizung der, nothwendig eine bestimmte Straffheit des ganzen Organs bedingende Antagonismus der beiderlei Schwellgewebe sich vermindert hat. Das Nähere des Hergangs lehrt die zuerst von Lindsay[3] ausgeführte Vivisection. Wird die obere Hälfte des Gelenkpolsters bis nahe an den Gefässbündelstrang abgetragen, so richtet die Expansion der unteren Hälfte des Blattkissens den gemeinschaftlichen Blattstiel steil auf, ihn an den Stängel andrückend oder — bei etwas schräger Führung des Schnittes — ihn noch darüber hinausbeugend, sobald die Erschlaffung dieses Schwellgewebes sich ausgeglichen hat, welche durch den von der Verwundung des Organs auf dasselbe geübten Reiz nothwendig bedingt ist[4].

1) von Sachs zuerst für Oxalis angewendet: Bot. Zeit. 1857, p. 796.

2) Brücke in Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1848, p. 442.

3) Mscpt. in der Biblioth. der Lond. Roy. Soc.; citirt von **Burnutt & Mayo** in Quarterly j[l]. of Lit. Sc. & Arts New Ser. III, p. 76. Der Versuch wurde von Dutrochet wiederholt, ohne dass dieser die Arbeit Lindsay's kannte: Dutrochet Mém. I, p. 534.

4) Das häufige Misslingen des Versuches (vgl. Meyen Pflanzenphysiol. III, p. 487) beruht lediglich darauf, dass versäumt wird, die blossgelegte Gewebmasse vor Austrocknung durch

Durch diese Operation wird die Reizbarkeit des Organs nicht vollständig aufgehoben. Die untere Hälfte des Gelenkpolsters dehnt durch ihre Expansion die sie überziehende Epidermis. Wird das operirte Blattkissen durch Erschütterung oder durch Berührung seiner Unterseite aufs Neue gereizt, und so das Ausdehnungsstreben der unteren Hälfte des Gelenkpolsters gemindert, so zieht sich diese Epidermis vermöge ihrer Elasticität auf kleineren Raum zusammen, und entfernt dadurch den Blattstiel etwas von der Stängelkante, der er angedrückt war [1]). — Wird dagegen die untere Hälfte des Blattkissens bis nahe an den axilen Gefässbündelstrang weggeschnitten, so beugt die Expansion der oberen Hälfte den Blattstiel scharf nach unten, ihn ebenfalls an den Stängel an oder noch darüber hinaus drückend. Fortan ist das Blattkissen gegen mechanische Reize völlig unempfindlich.

Die Mechanik der Mehrzahl reizbarer Organe stimmt mit der des Kissens des Hauptblattstiels der Mimosa pudica überein. Zunächst diejenige der reizbaren Kissen an den Einfügungsstellen der Abschnitte zweiter Ordnung und der Fiederblättchen der Mimosen; in Bezug auf Letztere nur mit der Modification, dass die specifisch reizbare Hälfte des Gelenkes auf der Oberseite liegt, dass somit die Blättchen bei Reizung sich aufrichten. Ferner die der reizbaren Blättchenkissen der Oxalisarten, sowohl derer mit gefiederten Blättern, wie O. sensitiva, als auch derer mit handförmigen, wie O. lasiandra, tetraphylla, acetosella u. s. w. Auch bei den auf Reizung längs der Mittellinie sich zusammenfaltenden Blättern der Dionaea muscipula ist die Einrichtung in der Hauptsache gleich beschaffen: das Gewebe der oberen Blattfläche ist hier das specifisch reizbare. Aehnlich verhalten sich die bei Reizung zusammenklappenden beiden Abschnitte der Narben von Mimulus, Torenia, Martynia und verwandter; die rückwärts emporschlagende Columella der Blüthen von Stylidium u. s. w. Die reizbaren Staubfäden von Berberis — um zum Schluss ein Beispiel reizbarer Staubblätter anzuführen — stimmen in der Organisation des Bewegungsorgans noch vollständiger mit dem Blattkissen der Mimosen überein. Stark reizbar ist nur das aus sehr kleinen isodiametrischen Zellen bestehende Gewebe dicht über der Einfügungsstelle des Filaments, und zwar ist das der Oberseite das specifisch reizbare. Im nicht gereizten Zustande steht das Filament, gerade gestreckt oder gegen das Pistill hin schwach concav gekrümmt, in einem Winkel von 45°—70° spreizend von der Blüthenachse ab. Wird in dem Winkel zwischen Basis des Germen und Einfügung des Fila-

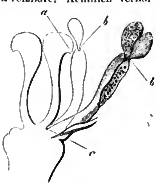


Fig. 57.

Fig. 57. Blüthenboden, Pistill (längs durchschnitten) und ein Staubgefäss von Berberis vulgaris, letzteres in spreizender Stellung schwach vergrössert. Die Stellung des Staubgefässes nach erfolgter Richtung ist in zarteren Umrissen angegeben.

Verdunstung zu schützen. Hält man die Pflanze in einer dunstgesättigten Atmosphäre, so gelingt das Experiment ausnahmslos.

1) Die bereits von Brücke (a. a. O.) erläuterte Erscheinung, dass nach Abtragung der oberen Gelenkhälfte noch Reizbewegungen, nach Abtragung der oberen oder der unteren noch periodische Bewegungen möglich sind, findet weiterhin im § 38 ihre Erörterung.

ments das Gewebe durch Berührung gereizt, so bewegt sich der Staubfaden rasch gegen das Germen hin, mit seinem oberen Ende, beziehendlich mit den nach vorn übergekrümmten, mit Pollen bedeckten Antherenklappen an den vorstehenden Rand der Narbe anschlagend (Fig. 57). An der Bewegung der Filamente hat eine gesteigerte Incurvation derselben, ihrer ganzen Länge nach, keinen oder doch keinen erheblichen Antheil[1]). Die untere Seite der Stelle dicht über der Einfügung des Filaments in den Blüthenboden wird dabei (an Präparaten von Blumen, von denen alle Blattorgane bis auf das Pistill und eines oder zwei gegenüber stehende Staubgefässe entfernt wurden, und die unter dem Mikroskope bei mittlerer Vergrösserung in auffallendem Lichte betrachtet werden) sichtlich convex und gedehnt, die obere faltig comprimirt.

Die Krümmung, welche der Theil der Filamente von Berberis oberhalb der Einfügungsstelle in den Blüthenboden, wenn auch nur in geringem Grade und nicht immer nach Reizung annimmt, zeigt, dass hier eine Erschlaffung der Schwellgewebe auch über das specifisch reizbare, der Intercellularräume entbehrende Parenchym hinaus eine Strecke weit sich fortsetzt. Die in solcher Weise sich verhaltenden Filamente stellen vermöge dieser Ausdehnung des reizbaren Gewebes einen Uebergang zu den R a n k e n dar. Die jüngeren, noch gestreckten Ranken zeigen beinahe sämmtlich eine träge Reizbarkeit, insofern in ihnen eine Bewegung hervorgerufen wird, wenn ein fester Körper geringer Ausdehnung längere Zeit mit einer ihrer Flächen in Berührung steht, in Folge welcher Bewegung die Ranke um den fremden Körper gewunden wird. Die Bewegung wird vermittelt durch Expansion der Gewebe der convex werdenden Flächen[2]). Sie erfolgt an jeder gereizten Stelle der ganzen Länge der Ranke, die Basis und die äusserste Spitze ausgenommen, falls diese letztere schon eingekrümmt ist. Hieraus geht hervor, dass in der ganzen Ausdehnung der Ranke ein Schwellgewebe verbreitet ist, welches durch den Contact eines festen Körpers in seinem Expansionsstreben beeinträchtigt wird. Manche Ranken sind an allen Kanten gleichmässig sensitiv, z. B. die von Cobaea scandens und von Cissus discolor[3]); die meisten Ranken mit eingekrümmter Spitze dagegen sind an der oberen, convexen Kante unempfindlich, nur an der unteren und den seitlichen Flächen reizbar[4]). — Die Ranken einiger Gewächse besitzen einen höheren Grad von Reizbarkeit. Sie krümmen sich unter

1) Dieser Angabe steht die von Unger (Anat. u. Physiol., p. 419) ausdrücklich entgegen: »die Staubfäden bewegen sich nicht im Gelenke, sondern indem sie sich nach einwärts krümmen.« Die von Unger a. a. O. gegebene Zeichnung stellt zwar den spreizenden Staubfaden gerade, den zum Pistill hin gebeugten gekrümmt dar. Allein schon aus dieser Abbildung würde hervorgehen, dass die dargestellte Krümmung nicht ausreicht, die Anthere bis an den Narbenrand zu bringen. Ueberträgt man die Krümmung auf das Filament des spreizenden Stamen, so würde die Anthere nur etwa $\frac{1}{7}$ des erforderlichen Weges zurücklegen. Eine Reihe von 21 mikrometrischen Messungen an verschiedenen Blüthen zeigte mir in 13 Fällen k e i n e nach der Reizung eingetretene Verkürzung der Distanz $b' c$ der beistehenden Abbildung (S. 305) (so dass also gar keine Incurvation des Filaments stattgefunden hatte); in den anderen 8 Fällen eine so geringe (nie $\frac{1}{12}$ erreichend, meist geringer), dass aus ihr nicht die Annäherung der Anthere an die Narbe folgen kann. Denn selbst den niedrigsten vorkommenden Grad des Spreizens der Stamina im Winkel von 45° zur Blüthenachse zum Ausgangspunkt genommen, würde es einer Krümmung des Filaments zu einem Bogen von 90° bedürfen, um die Anthere an die Narbe zu bringen; — somit einer Verkürzung der Distanz $b\ c$ von 10:8,9.

2) v. Mohl, Bau und Winden der Ranken und Schlinggewächse, Tübingen 1827, p. 44; § 44—46, 53. 3) Darwin, on the movements of climbing plants, Journ. Linn. soc. 9, p. 100.

4) v. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen, p. 64.

Digitized by Google

günstigen Verhältnissen (hoher Temperatur und feuchter Atmosphäre) auch nach vorübergehender, nur Augenblicke dauernder Berührung. So die mehrerer Cucurbitaceen. Völlig ausgestreckte, nur an der Spitze schwach eingekrümmte Ranken von Sicyos angulata rollten sich nach ein- oder zweimaliger leiser Berührung der concaven Seite mit einem Holzstabe (bei + 25° C.) binnen 1 ½ Minute nach dem oberen Ende zu ein, jede zu 2½—3 Umläufen. Nach Verlauf von reichlich einer Stunde streckten sich die Ranken wieder gerade. An der aufs Neue gestreckten Ranke gelang die mehrfache Wiederholung des Versuches[1]. Noch reizbarer sind die Ranken von Passiflora gracilis. Eine momentane leichte Berührung mit einem dünnen Stäbchen der concaven Kante von Ranken, deren Spitze ebenbe ginnt, sich einzukrümmen, veranlasst die an der berührten Seite concave Einkrümmung der Ranken. Die Krümmung wird merklich nach Verlauf von etwa ⅛ Minute. Sie verlauft so rasch, dass das Auge ihr zu folgen vermag. Nach beiläufig 2 Minuten sind zwei Umläufe einer offenen Spirale gebildet. Die Ranke streckt sich binnen 2 Stunden wieder gerade. Das leise Auflegen eines Stückchens Platindrath von beiläufig 3 Milligr. Gewicht, das Anhängen einer Schlinge aus dünnen Baumwollengarn, 2 Milligr. schwer, auf den concaven Theil der Ranke genügen zum Hervorrufen der Einkrümmung[2]. Auch die Ranken von Cobaea scandens krümmen sich nach leichter, augenblicklicher Berührung einer beliebigen Kante an der Contactstelle concav, und strecken sich dann in kurzer Frist wieder gerade[3]. Aehnlich, wenn auch langsamer, binnen 3—6 Minuten, die als Ranken functionirenden Blattstiele des Tropaeolum peregrinum, und noch manche andere Ranken[4]. — Unter den einheimischen Rankenpflanzen ist Bryonia dioica als besonders reizbar zu nennen. Die Ranken rollen sich bei schwülem Wetter nach leichter Berührung mit dem Finger binnen 1—2 Minuten zu ½—3 Windungen ein. — Einige Ranken, die für vorübergehende Berührung wenig oder gar nicht empfindlich sind, und welche mit ihnen in Contact gerathende feste Körper geringen Umfangs nur vorübergehend oder gar nicht umschlingen, sind dafür an ihren äussersten Enden in eigenthümlicher Weise reizbar. Die Ranken von Ampelopsis hederacea — als Wickel ausgebildete Verzweigungssysteme von Achsen mit rudimentären Blättern — zeigen in der Nähe der Spitze jedes Rankenastes einen dunkelgefärbten Fleck. Wird die Ranke älter, so entsteht an den meisten ihrer Aeste (nicht an allen) an dieser Stelle eine Anschwellung, die klein bleibt, wenn die Ranke mit keinem festen Körper in Berührung kommt. Trifft sie dagegen auf einen solchen von grösserer Oberfläche, so nimmt die obere, der Berührungsstelle abgewendete Seite der Anschwellung rasch an Umfang zu. Sie wächst binnen 48 Stunden zu einem kissenförmigen Körper heran, dessen Breite den Durchmesser der Ranke um das Drei- bis Vierfache übertrifft. Die Anschwellung bildet sich ebensogut bei völligem Lichtausschluss, wie im Tageslichte. Sie entsteht lediglich durch Wucherung des Parenchyms des Rankenendes; die Gefässbündel desselben betheiligen sich nicht an ihrer Bildung. Ihre untere, minder wachsende Fläche wird der Unterlage dicht angedrückt und modelt ihre im Allgemeinen ovale Gestalt genau nach der

1) Gray, proceed. Amer. Acad. of arts and sc. 4, 1858, 98; abgedruckt in Edinb. new philos. Journ. 10, 1859, p. 307 und übersetzt in Bibl. univ. de Genève 45, 1860, p. 250.

2) Darwin in Journ. Linnean soc. 9, 1865, p. 100 der Abhandlung.

3) Darwin a. a. O. p. 62. 4) Derselbe a. a. O. p. 35 etc.

Unterlage. Die Verbindung der Anschwellung mit dem sie berührenden Körper wird eine noch innigere dadurch, dass die Zellen ihrer Unterseite zu Papillen sich entwickeln, welche den Unebenheiten der Unterlage sich dicht anschmiegen, und einen in warmen ätherischen Oelen löslichen Kitt aussondern. Kleine über die Unterlage hervorragende Theilchen derselben (z. B. dünne Splitter eines Brets) werden von den Anschwellungen vollständig umwachsen und eingeschlossen. Gelegentlich, doch nicht häufig, bilden sich derartige Anschwellungen auch an weiter rückwärts von den Endigungen gelegenen Theilen von Ranken, welche mit festen Gegenständen in dauernde Berührung traten [1]). Die Enden der Ranken (modificirter Endtheile zusammengesetzter Blätter) von Bignonia capreolata verhalten sich ähnlich [2]). — In diesen besonderen Fällen von Reizung ist die Expansion des Schwellgewebes der von dem Reize nicht getroffenen Hälfte des Organs eine andauernde, und die Zunahme der Grösse seiner Zellen ist von Vermehrung derselben gefolgt. Es war nicht unwahrscheinlich, dass eine Prädisposition der äusseren Gewebschichten der Anschwellungen zu negativem Heliotropismus mitwirke; eine Vermuthung, welche durch das oben erwähnte Ergebniss der Untersuchung des Verhaltens derselben in völliger Dunkelheit indessen völlig widerlegt wird.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der Reizung auch der empfindlichsten Ranken durch vorübergehende Reize, und derjenigen der Blattkissen von Mimosa oder der Staubfäden von Berberis. Für jene müssen die Reize eine gewisse Zeitlänge andauern, um einen Einfluss auszuüben; für diese genügt eine unmessbar kurze Dauer des Reizes. Dafür krümmen sich empfindliche Ranken bei längerer Einwirkung von äusserst geringer Berührung oder Belastung, die auf die empfindlichste Mimose gar keine Wirkung äussert. Richtet man den feinen Wasserstrahl einer kleinen Spritze auf die Blättchen einer Mimosa pudica, so bringt das Auftreffen der ersten, wenn auch sanft auffallenden Tropfen die Blättchen zur Zusammenlegung. Besprützt man mit aller Kraft die krümmungsfähigen Ranken von Passiflora gracilis, so dass sie energisch zur Seite geschleudert werden, so rollen sie sich doch nicht im geringsten ein. Umgekehrt bleibt die Belastung eines Mimosablattes mit dem zum Knäuel geballten Baumwollenfaden, der über die Ranke jener Passiflora gelegt ihre Einrollung veranlasste, ohne alle Wirkung auf die Richtung des Blatts und der Blättchen der Sinnpflanze [3]). — Die Ranken vieler rankender Gewächse sind für die Erreichung fester Stützen dadurch begünstigt, dass sie eine auf wechselnder relativer Verlängerung einer Kante beruhende Nutation vollziehen (§ 38), dass sie in verschiedenen Zeitabschnitten nach verschiedenen Richtungen des Compasses sich überkrümmen, und so mit ihren überhangenden Enden einen grossen Raum durchschweifen. Diese Nutation ist häufig noch von ähnlicher Nutation der die Ranken tragenden Internodien begleitet. So bei Pisum sativum [4]), Clematis viticella, Tropaeolum tricolorum, Echinocystis lobata, Passiflora gracilis [5]). Die Bewegung ist in ihrer Richtung stetig, Internodien und Rankenenden beschreiben fortlaufende Curven in den meisten (namentlich den bisher genannten) Fällen; die Richtung setzt gelegentlich um nur bei einigen Bignonien (B. unguis, speciosa [6]). — Die jüngeren Inter-

1) v. Mohl a. a. O. p. 70 (wo auch die ältere Literatur — Malpighi, Guettard — citirt ist), Darwin a. a. O. p. 84. 2) Darwin a. a. O. p. 56.

3) Darwin a. a. O. p. 90. 4) Dutrochet, Compt. r. 17, 1843, p. 989.

5) Darwin a. a. O. p. 30, 35, 74, 89. 6) Derselbe a. a. O. p. 52.

Digitized by Google

nodien von Schlingpflanzen haben sämmtlich mit der Mehrzahl der Rankenpflanzen die Nutation in constanter[1]) der ihres späteren Windens gleichsinniger Richtung gemein. Die bei ihnen durchwegs überhängenden Sprossenden vollziehen Umdrehungen, die bei rechts windenden Schlingpflanzen (Humulus lupulus, Manettia bicolor, Tamus communis z. B.) dem scheinbaren Laufe der Sonne folgen, rechtsumläufig sind, bei der grossen Mehrzahl der Schlingpflanzen die entgegengesetzte Wendung haben. Wird durch diese Nutation eine Kante des Sprossendes an einen festen Körper mässigen Umfanges angedrückt, so tritt auch hier, und hier ganz allgemein, eine träge Reizbarkeit des Gewebes des Stängels der Schlingpflanze in die Erscheinung. An der Contactstelle wird das Ausdehnungsstreben der unmittelbar berührten Kante verringert, während es an den übrigen Kanten in dem bisherigen Maasse fortbesteht. Der Stängel beugt sich an der Berührungsstelle concav. Er bringt dadurch oberhalb derselben belegene Strecken seiner Seitenkante mit der Stütze in Berührung. Diese werden fort und fort in gleicher Weise gereizt, und so umschlingt der Stängel, schraubenlinig aufsteigend, die Stütze. Die Wendung dieser Schraubenlinie ist nothwendig gleichsinnig der Drehungsrichtung der vorausgegangenen Nutation[2]). Die Reizbarkeit von Schlingpflanzen tritt allerwärts erst nach längerem Contact eines festen Körpers hervor. Es ist keine Schlingpflanze bekannt, welche auf vorübergehende Reibung einer ihrer Kanten durch Incurvation der geriebenen Stelle reagirte. Aber diese Reizbarkeit überwiegt bei allen Schlingpflanzen dauernd die Kraftäusserung der Expansion der Zellen, welche successiv in aufeinanderfolgenden Längsstreifen wachsend und abnehmend, die Nutation der Sprossenden bewirkte. Mit dem Beginn der Einkrümmung der Schlingpflanze an der Stelle des Contacts mit der Stütze ist in diesem Theile des Gewebes die periodische Aenderung der Gewebspannung vernichtet; die dauernde, auf der permanenten Minderung der Expansion der berührten Kante beruhende Krümmung an deren Stelle getreten.

Aus diesem Verhältniss folgt mit Nothwendigkeit, das auch das Umschlingen von Stützen durch Schlinggewächse auf Reizbarkeit der berührten Kante des Pflanzentheils beruht. Darwin ist der Meinung, dass die Fortdauer der Nutation des oberen freien Theils des windenden Sprosses für sich allein die Umschlingung der Stütze hervorbringen müsse[3]), und spricht den Schlingpflanzen die Reizbarkeit ab[4]). Wäre dem so, dann wäre nicht einzusehen, warum das Vermögen die Nutation fortzusetzen, an den Contactstellen erlöschen sollte. Fände dieses Erlöschen nicht statt, so würden Schlingpflanzen ebenso gut sehr häufig von den bereits umschlungenen Stützen sich wieder abwinden (indem concav gewordene Längskanten des Stängels wieder convex würden) als dies bei den Ranken von Bignonia littoralis und capreolata, von Ampelopsis hederacea geschieht[5]). — Bestände nicht in der Reizbarkeit der berührten Kanten eine Kraft, welche die mit der unterhalb der in Nutation begriffenen Sprossenden stattfindende active geocentrische Aufwärtskrümmung der windenden Sprosse zu überwinden vermöchte, so könnte keine Schlingpflanze um schräg abwärts geneigte Stützen sich winden. Ich habe aber die Fragaria indica 5 Fuss weit um unter Winkeln von 45° gespannte Seile in der Richtung abwärts sich winden sehen. — Hibbertia dentata dreht ihre Sprossenden, nach Darwin[6]) bei der Nutation bald rechtsum, bald linksum, am nämlichen Sprossende die Richtung umsetzend. Die Umschlingung von Stützen aber geschieht constant linkswendig. Auch diese Thatsache spricht gegen Darwin's Auffassung.

1) Die einzige bekannte Ausnahme dieser Beständigkeit bietet Hibbertia dentata; Darwin a. a. O. p. 21 (siehe weiter unten im § 38. 2) v. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen, p. 111.
3) Darwin a. a. O. p. 9. 4) a. a. O. p. 10. 5) a. a. O. p. 53, 57, 84. 6) a. a. O. p. 21.

Digitized by Google

Die zweite Modification des Baues sensitiver Organe besteht in der Vereinigung eines einzigen, in seiner ganzen Masse reizbaren Schwellgewebes mit einem passiv gedehnten Gewebe von sehr vollkommener Elasticität. Vor der Reizung wird das letztere durch die Expansion des Schwellgewebes in hohem Grade gedehnt. Wird das Organ gereizt, das Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes gemindert, so werden die Dimensionen des Organs nach bestimmten Richtungen (bei Vorhandensein von Luft in intercellularen Räumen und daraus folgender Compressibilität der Masse nach allen Richtungen) verkleinert; das Organ zieht sich zusammen. Wenn späterhin das Schwellgewebe allmälig sein früheres Ausdehnungsstreben wieder erlangt, wird das Organ schrittweise bis zu den früheren Dimensionen wieder ausgedehnt.

Dieser Bau reizbarer Organe kommt vielen sensitiven Staubfäden zu. So namentlich denen der Cynarocephalen, der Cichoriaceen und einiger Inuleen. Insbesondere zeigen die von Centaurea die Erscheinung sehr deutlich. Jede Berührung der Blüthchen frisch aufgeblüheter Kopfe ruft zuckende Bewegungen hervor, die darin ihren Grund haben, dass die Staubfaden sich verkurzen. Die Verkürzung gleicht sich nach einiger Zeit wieder aus; dann sind die Filamente aufs Neue reizbar[1]). Vor der Reizung sind die bandförmigen Filamente gegen den Griffel concav gekrümmt. Bei Erschütterung verkürzen sie sich in dem Grade, dass sie, die Krümmung einbüssend, dem Griffel dicht anliegen, und dass ihre Länge jetzt geringer ist, als die Sehne des vorherigen Bogens: eine Verkürzung, die in der Herabziehung der Antherenröhre am Griffel sich zu erkennen giebt. Es ragt nach der Reizung ein längeres Stück der Narben aus dem oberen Ende der Griffelröhre heraus, als zuvor. Dies tritt sehr deutlich an Blumen hervor, deren Corolle bis zur Einfügungsstelle der Staubfäden weggeschnitten wurde[2]). Werden die Filamente am einen Ende mittelst Durchschneidung von den Antheren oder der Corollenrohre frei gemacht, so krümmen sie sich, nach Wiedererlangung des durch den als Reiz wirkenden Schnitt verminderten Ausdehnungsstrebens, nach Aussen concav[3]), woraus hervorgeht, dass die Expansion des Schwellgewebes an der Innenfläche etwas grösser ist, als an der äusseren. Die auf Reizung folgende Verkürzung beträgt etwa 26%; bei derselben ist eine Zunahme der Dicke des Staubfadens nur in der Richtung senkrecht auf seine breitere Fläche wahrzunehmen. Sie beläuft sich bis auf 28%[4]). Da die reizbare Stelle der Staubfäden mindestens dreissigmal länger ist, als dick, so bleibt die Volumenzunahme durch Dickerwerden bei der Verkürzung hinter der Volumenabnahme durch Kürzerwerden erheblich (etwa um 20%) zurück. Dies erklärt sich daraus, dass das Schwellgewebe dieser Filamente in Intercellularräumen etwas Luft enthält, also compressibel ist. Das axile Gefässbündel ist bei der Zusammenziehung passiv: es erscheint nach derselben wellig gebogen[5]). Die verkürzten Filamente sind straff gespannt. Sie ziehen die Antherenröhre mit Gewalt am Griffel herab, und beugen den mittleren Theil des Griffels, wenn dieser seitlich zwischen den Filamenten heraustreten kann, krumm wie einen Sprenkel[6]); aber obwohl der gereizte Faden straff ist, so ist er doch weit weniger steif, minder gespannt, schlaffer, als vor der Reizung. Dies geht aus folgendem einfachen Versuche klar hervor. Man fasse eine von der Carolle befreite Blume einer Centaurea (ich experimentirte an C. spinulosa, collina, phrygia) am oberen Ende der Antherenröhre, halte sie wagrecht,

1) Anonymus, discorso sulla irritabilità d'alcuni Fiore, Firenze 1764; die Gött. Anz. und Koelreuter. — 3. Forts. 126 — nennen als Verfasser C.te dal Lavolà, Treviranus — Pflanzenphysiol. 2, p. 764 — schreibt Cavolo. 2) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 28.

3) Cohn, contractile Gewebe, Abdr. aus Jahrb. schles. Ges. 1861, Heft 1, p. 40.

4) Unger in Bot. Zeit. 1862, p. 115; zahlreiche Messungen, welche ich an Cent. nigra und Cent. spinulosa anstellte, ergaben mir übereinstimmende Resultate. 5) Cohn a. a. O.

6) Cohn a. a. O. p. 18. Der dort gethane Ausspruch: »die Filamente befinden sich in um so gespannterem Zustande, je mehr ihre Länge abnimmt,« ist durch keine Thatsache bewiesen. Ein solches Verhältniss ist von vorn herein unwahrscheinlich, und es ist thatsächlich das entgegengesetzte vorhanden, wie die im Texte mitgetheilte Beobachtung unwiderleglich beweist.

Digitized by Google

und belaste den Fruchtknoten mit einem Gewichte, welches vom Präparat nach oben getragen werden kann, ohne dass dieses sich beuget. Ich wandte ein etwa 15 M.M. langes, zu einer Schlinge gebogenes Stück feinen Platindraths an. Legt man den Drath leise auf, so werden dadurch die Staubfäden nicht gereizt; sie stehen nach wie vor bogig vom Griffel ab. Reizt man jetzt, so dass die Filamente dem Griffel dicht anliegen, so beugt die Belastung des Fruchtknotens das Präparat sofort beträchtlich nach unten. Die Beugung beschränkt sich auf die Filamente, die Antherenröhre bleibt gerade. — Wird ein gereizter Staubfaden der Länge nach gespalten, so krümmen sich die Schnittflächen stark convex. Die Expansion der Schwellgewebe ist also durch die Reizung nur gemindert, nicht aufgehoben. — Die sehr vollkommene Elasticität der Gewebe der Fäden tritt an solchen hervor, deren Reizbarkeit dauernd vernichtet ist (beispielsweise durch stundenlanges Untertauchen in Wasser, durch längere Einwirkung in Aetherdampf) und die sich für immer verkürzt haben. Solche fast bis auf die Hälfte ihrer früheren Länge verkürzte Fäden lassen sich mit geringer Gewalt, indem man die Antherenröhre mit der einen, das nicht weggeschnittene untere Stück der Blumenkrone mit der anderen Hand fasst, wieder zur früheren Länge ausdehnen. Lässt man die eine Hand los, so schnellen die Staubfäden augenblicklich zusammen, »als ob es Kautschukfäden waren«[1]). Auch solche Filamente krümmen nach Längsspaltung die Schnittflächen convex. Es besteht mithin noch immer ein Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes, und es ist klar, dass jene vollkommene Elasticität nur in den Membranen der Epidermis ihren Sitz haben kann. — Die Mechanik der Reizbewegungen der Compositenstaubfäden ergiebt sich aus diesen Thatsachen als ein sehr einfacher. Im nicht gereizten Zustande ist das Expansionsbestreben des zwischen der Epidermis und dem axilen Gefässbündel gelegenen Schwellgewebes in der Längsrichtung so beträchtlich, dass es die elastische Epidermis zu bedeutender Länge dehnt. Die Reizung mindert dieses Ausdehnungsstrebens; die Epidermis contrahirt sich dann vermöge ihrer Elasticität zu geringerer Länge. Die Zellen des Schwellgewebes ändern dabei ihre Form; sie werden kürzer und weiter. Die Zunahme der queren Durchmesser der Zellen setzt voraus, dass die Epidermis in transversaler Richtung dehnbarer ist, als in longitudinaler. Der flüssige Inhalt der Zellen des Schwellgewebes geräth durch die Pressung der sich verkürzenden Epidermis unter Druck, welcher Druck als hydrostatischer nach allen Richtungen gleichmässig, und mit grösstem Erfolg in der Richtung geringsten Widerstandes, also in transversaler wirkt. Nach Aufhören der Reizung beginnt aufs Neue das Anschwellen des expansiven Gewebes in Richtung der Länge, das endlich den früheren Zustand wieder herstellt[2]). Wenn auch die Expansion der nach innen zu gelegenen Hälfte des Schwellgewebes der Filamente der Centaureen die der äusseren Hälfte um etwas überwiegt, so sind dessen ungeachtet die Fäden an jeder Kante in gleichem Grade reizbar. An dem einen Ende mittelst Durchschneidung frei gemachte und dann völlig expandirte Staubfäden beugen sich bei Reizung durch die Berührung mit einer Nadel zunächst nach der Seite hin, an welcher sie berührt wurden[3]). Aehnlich verhalten sich andere reizbare Staubfäden, z. B. die von Sparmannia africana, aller darauf untersuchten Ar-

1) Cohn a. a. O. p. 26.

2) Diese Auffassung sprach bereits Morren aus: Bullet. Acad. Bruxelles, 1843, 2. Juillet. Zu einer wesentlich anderen Schlussfolgerung gelangte Cohn, a. a. O. p. 28: er »neigt zu der Annahme, dass das gesammte parenchymatische Gewebe des Fadens die Fähigkeit besitze, sich selbstständig ebenso wohl auszudehnen als zusammenzuziehen, dass dasselbe überall Elasticität und Contractilität vereinige, ohne jedoch in Abrede stellen zu wollen, dass die verschiedenen Zellschichten ein quantitativ verschiedenes Maass dieser beiden Kräfte besitzen mögen.« Cohn übersieht die Bedeutung der von ihm selbst (a. a. O. p. 27) beobachteten Thatsache, dass ein »der Länge nach aufgeschnittener (und selbstredend dadurch gereizter, contrahirter) Faden sich zu einer Schneckenlinie dergestalt zusammenrollt, dass die Schnittfläche die convexe Seite bildet.« Man kann sich vorstellen, dass ein und derselbe homogene Körper (beispielsweise jeder einzelne kleinste Theil des Zellgewebes) successiv im Zustande der Contraction und Expansion sich befinde. Dass er aber g l e i c h z e i t i g in diesen beiden, einander aufhebenden Zuständen begriffen sei, ist schlechthin undenkbar.

3) Cohn a. a. O. p. 44.

Digitized by Google

ten von Helianthemum, Cistus, Opuntia vulgaris, Cereus speciosus und anderer Cacteen. — Die auf Reizung eintretende Verkürzung der letzteren ist eine weit geringere, das reizbare Schwellgewebe ist auf eine weit kürzere, dicht über der Einfugung der Staubfäden in den Blüthenboden belegene Stelle beschränkt, als bei den Centaureaarten. Dass die Mechanik die gleiche sei, geht aus der spreizenden Krümmung der Längshälften gespaltener solcher Filamente und aus dem Umstande hervor, dass dieselben an allen Kanten reizbar sind. Da in den genannten Fällen die Staubfäden in grosser Zahl dichtgedrängt, aber von einander frei stehen, so ist die äussere Erscheinung ihrer Reizung eine etwas andere als bei Compositen. »Die Bewegung dieser Staubfäden geschieht allezeit nach der entgegengesetzten Richtung des ihnen beigebrachten Stosses. . . . Schnellt man z. B. mit einem Bleistift eine Parthie derer von Opuntia auswärts gegen das Blumenblatt hin, so bewegen sie sich einwärts und nähern sich dem Pistill; schnellt man sie einwärts, so bewegen sie sich auswärts und entfernen sich von demselben. Treibt man sie auf die rechte Seite, so begeben sie sich auf die linke, und so umgekehrt. Bringt man ihnen nach einer gewissen Gegend hin einen schiefen Stoss bei, so laufen sie nach eben dieser Linie den entgegengesetzten Weg fort. . . . Kurz, sie lassen sich wie ein Regiment Soldaten kommandiren, und machen alle Wendungen, die man nur immer haben will[1]).

Wird ein Filament von Sparmannia africana gereizt, indem es mit einer feinen Nadelspitze nahe am Grunde berührt wird, so krümmt es sich stets nach der berührten Seite hin. Sticht man in eine Gruppe von Staubblättern hinein, so convergiren von allen Seiten her die Stamina gegen den Ort des Einstichs. Der Ausschlag ist gering, wenn die Berührung an der dem Pistill zugewendeten vorderen Kante, grösser wenn sie an einer der Seitenkanten, am beträchtlichsten, wenn sie am Grunde der den Petalis zugekehrten Rückenflache des Staubfadens erfolgte. Hier ist das reizbare Gewebe zur Einkrümmung auf Reizung besonders prädisponirt. Insofern als das Schwellgewebe der äusseren Hälfte der Basis des Staubfadens reizbarer ist, als das der inneren Hälfte, stellen diese Filamente einen Uebergang zu der bei den Berberideen bestehenden Vertheilung der reizbaren und nicht reizbaren Schwellgewebe dar. — Auf diesem Verhältniss beruht die von der aller anderen Beobachter abweichende Angabe von Kabsch[2]): die Staubfäden von Helianthemum vulgare seien vor der Reizung steil aufgerichtet, und entfernten sich nach der Reizung vom Pistill, einen minder spitzen Winkel zur Längsachse der Blüthe bildend. Die im minderen Grade vorhandene Fähigkeit der Filamente zur Bewegung seitwärts oder nach Innen wurde übersehen.

Eine schwache Spur ähnlicher Reizbarkeit zeigen junge Wurzeln in den Theilen, die ihr Längenwachsthum soeben beendet haben. Der anatomische Bau derselben stimmt mit dem der Staubfäden darin überein, dass sie unter der passiv gedehnten Epidermis eine dicke cylindermantelförmige Schicht von Schwellgewebe, und in dessen Achse einen passiv gedehnten Gefässbündelstrang einschliessen. Wurden solche Wurzeln (junge Pfahlwurzeln von Keimpflanzen von Pisum sativum, Lepidium sativum, Adventivwurzeln von Chlorophytum Gayanum, Allium Cepa) oberhalb einer mit einer Wasserschicht bedeckten horizontalen Unterlage am oberen Ende befestigt, und am unteren Ende gewaltsam nach einer Seite hin gebeugt, so schnellte nach Aufhören der Beugung die Wurzelspitze zwar zunächst nicht ganz bis auf den früheren Ort zurück, näherte sich dann aber demselben mehr und mehr, und ging nach Verlauf von $^1/_3$ bis einigen Stunden endlich über denselben hinaus, doch nur auf geringe Entfernungen (0,8 bis 5 M.M.)[3]).

Andere Reize, als mechanische Erschütterung, wirken auf die der Einkrümmung auf Schütteln fähigen Organen in nur geringem Grade. Es bedarf etwa 10 kräftiger Entladungen einer Leidener Flasche, um einen Spross von Vitis vinifera zur schwachen Einkrümmung zu bringen. Die Schläge eines Inductions-

1) Koelreuter, 3. Forts. vorläuf. Nachr., p. 131. 2) Bot. Zeit. 1861, p. 353.
3) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860; Pringsh. Jahrb. 3, p. 91.

Digitized by Google

apparats mit 3 Dubois'schen Elementen erwiesen sich als wirkungslos[1]). Funken eines Ruhmkorff'schen Apparats, welche durch 0,3 M.M. dicke Glasplatten schlugen, brachten Sprossen von Vitis vinifera und von Lavatera trimestris zur Krümmung. Minder kräftige Entladungen nicht. Noch unempfindlicher gegen elektrische Entladungen erwies sich Ampelopsis hederacea. Etwas reizbarer gegen die Schläge eines Inductionsapparats fand ich die Ranken von Passiflora rubra L. und von Bryonia dioica. Doch musste bei Anwendung zweier Bunsen'schen Elemente die Inductionsrolle völlig aufgeschoben, und es mussten der Ranke mindestens 50 Doppelschläge ertheilt werden, bevor Wirkung sichtbar ward. Ein einziger Oeffnungs- oder Schliessungsschlag blieb wirkungslos. Die Wirkungslosigkeit des constanten Stroms constatirte schon v. Mohl[2]). Empfindlicher sind die gestreckten Ranken von Passifloren, Vicieen, Cucurbitaceen gegen Bestreichung der concaven Seite mit Salz- oder Salpetersäure, mit wässeriger Lösung von Opium und von weissem Arsenik. Sie rollten sich ein, insoweit sie bestrichen worden waren, und streckten sich nach einigen Stunden wieder gerade[3]).

Auf die sensitiven Pflanzen im engeren Sinne wirken auch kleine derartige Reize sehr energisch ein. Mimosa pudica senkt ihre Blattstiele und erhebt ihre Blättchen schon wenn ein erwärmtes (nicht heisses) Stück Metall dem Blatte nur genähert wird (nicht dasselbe berührt), wenn das Sonnenlicht die bis dahin beschattet gewesene Pflanze trifft, oder wenn die im Sonnenschein stehende Pflanze plötzlich beschattet wird, wenn Ammoniakgas an ein Endblättchen tritt (indem eine geöffnete Flasche mit Salmiakgeist unter dasselbe gehalten wird), wenn der Feuchtigkeitsgrad der umgebenden Luft durch Entfernung einer innen befeuchtet, längere Zeit über die Pflanze gedeckt gewesenen Glasglocke plötzlich sich verringert[4]). Elektrische Entladungen mässiger Intensität durch die Pflanze geleitet, das Brennen oder Abschneiden der Spitze eines Blättchens reizen die Pflanze aufs Heftigste. Der Contact von Gasen oder Flüssigkeiten mit den Schwellgeweben, welche chemische Veränderungen in denselben hervorrufen — wenn auch nur geringe — wirkt als kräftiger Reiz.

Fortleitung des Reizes. Die Wirkung des Reizes beschränkt sich nicht auf die Stelle des reizbaren Organs, dessen Zellmembranen durch den Eingriff von aussen direct eine Dehnung oder Zusammendrückung oder sonstige Aenderung erfuhren. Er pflanzt sich auf die Umgebung der unmittelbar gereizten Stelle fort.

Selbst bei trägerer Reizbarkeit, z. B. derer der Ranken von Bryonia dioïca, kommt diese Fortpflanzung des Reizes dadurch zur Erscheinung, dass nicht nur die unmittelbar berührte Stelle der gestreckten Ranke sich krümmt, sondern dass auf eine oft weite Strecke hin die Einrollung sich fortsetzt. An empfindlicheren sensitiven Organen tritt die Fortpflanzung des Reizes weit anschaulicher hervor. Eine örtliche instantane Berührung hat die Reizung des ganzen reizbaren Organs zur Folge, auch wo die Ausdehnung desselben beträchtlich ist. So bei den Staubfäden der Centaureen. »Das Filament verkürzt sich in seiner ganzen Länge. . . Die Verkürzung beginnt mit dem Momente der Berührung, und schreitet sehr rasch, aber doch nicht augenblicklich, bis zu einem Maximum fort; man kann den Verlauf der Verkürzung, noch mit dem Auge verfolgen. . . . Die Verkürzung erreicht ihr Maximum auch dann, wenn der Reiz nur ein momentaner war; wenn z. B. eine Nadel das Filament nur einen Augenblick berührt,

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; in Pringsh. Jahrb. 2, p. 242.
2) Ranken- und Schlingpflanzen, p. 70. 3) v. Mohl a. a. O. p. 66.
4) Dufay, Mém. acad. des sc. 1736. p. 101, 97.

Digitized by Google

so zieht sich gleichwohl der Faden bis zur höchsten Verkürzung zusammen. . . . Reizt man dicht unter der Antherenröhre durchschnittene expandirte Staubfäden durch Berührung mit einer Nadel auf der Aussenseite, so sieht man successiv folgende Bewegungen am Filamente vor sich gehen: zuerst beugt sich der Faden nach der Seite hin, an welcher die Berührung stattfand, in diesem Fall also nach aussen; alsdann schlägt er im Bogen nach der entgegengesetzten Seite zurück, also nach innen, und endlich sieht man wellenförmige Beugungen über seine ganze Länge verlaufen. Berührt man dagegen das Filament erst an seiner Innenseite, so beugt es sich erst nach innen, dann nach aussen; zuletzt treten auch hier die Wellenbewegungen ein. Diese verschiedenen Bewegungen sind gewaltsam, schlagend, aber doch in solchem Tempo aufeinanderfolgend, dass man sie bequem unterscheiden kann. Die Erklärung scheint einfach darauf zu beruhen, dass sich der Reiz von der Berührungsstelle langsam nach den übrigen Theilen des reizbaren Gewebes fortpflanzt. Da, wo der Reiz unmittelbar wirkt, veranlasst er augenblickliche Verkürzung der entsprechenden Seite, und daher krümmt sich zunächst der Faden nach der Seite hin, von welcher der Reiz kommt. Indem der Reiz sich nun langsam nach der entgegengesetzten Seite fortpflanzt, versetzt er dieselbe in Contraction, während an der zuerst betroffenen Seite die Wirkung des Reizes schon wieder aufhört, und daher krümmt sich das Filament nun zurück. Endlich schreitet die Reizwelle nach den beiden Enden, und veranlasst dadurch eine schlängelnde Bewegung«[1]). Noch deutlicher zeigt Mimosa pudica die Fortleitung empfangener Reize. Sie pflanzen sich hier über die nicht reizbaren Gewebstrecken hinweg fort, welche zwischen die sensitiven Gelenkpolster der Blättchen, Blattabschnitte und Hauptblattstiele eingeschaltet sind. Wirkt auf eines der obersten Blättchen eines der Hauptabschnitte des Blattes ein Reiz von hinreichender Intensität, so erhebt sich nicht nur das betroffene Blättchen, sondern — nach kurzer Zeit — auch das ihm gegenüber stehende. Bald folgt mit der gleichen Bewegung das nächst untere Blättchenpaar, diesem das nächste, und so fort, bis sämmtliche Blättchenpaare des Abschnitts zusammengefaltet sind. Nun erfolgt, nach einer längeren, 12 bis 15 und bisweilen noch mehr Secunden dauernden Pause, die Senkung des Hauptblattstiels, der übrigen Abschnitte des nämlichen Blattes und die Zusammenfaltung der Blättchenpaare desselben. Die Schliessung dieser Blättchen schreitet an den einzelnen Abschnitten von der Basis nach der Spitze vor[2]). War die Reizung sehr energisch, so springt sie auch auf andere Blätter über. Auch eine Verletzung der nicht sensitiven Gewebe der Pflanze, bei welcher jede Erschütterung der reizbaren Theile vermieden wird, kann Reizung der Blattkissen bewirken. Nach Wegschneiden der oberen Hälfte eines Stückes aus der Mittelgegend eines starken kriechenden Seitenastes neigten sich die Stiele der unterhalb der Verwundung stehenden Blätter, ohne dass die Blättchen derselben in Folge dieses Reizes sich schlossen. Sie waren aber für directe Berührung reizbar[3]). Es ist zur Hervorrufung dieser Wirkung nothwendig, dass die Gefässbündel oder das Holz der nicht reizbaren Theile durch den Schnitt getroffen werden. Ein Einschnitt, der nur in das Rindenparenchym eindringt, bleibt einflusslos. Schneidet man in den Stamm einer kräftig vegetirenden Mimosa mit einem scharfen Messer, so zeigt sich, sobald das Messer die Rinde durchzogen und den Holzkörper berührt hat, nach äusserst kurzer Zeit ein plötzliches Herabsinken, zuvorderst der nächsten, dann auch der entfernt stehenden Blattstiele, dem das Zusammenlegen der Blättchen folgt. Blätter, die vertical über oder unter der Wunde stehen, zu denen die von dem Schnitte verletzten Holzbündel unmittelbar verlaufen, senken sich zeitiger, als die übrigen[4]). »Nimmt man das doppeltgefiederte Blatt einer solchen Pflanze, welches ausgebreitet an dem Stängel sitzt, und führt man mit einem sehr scharfen Messer einen Schnitt durch den gemeinschaftlichen Blattstiel, so dass derselbe von der Spitze aus bis nahe der Basis zu vollkommen gespalten wird, so kann man folgende Reactionen an dem Blatte wahrnehmen. Wenn das Messer in die Spitze des gemeinschaftlichen Blattstiels eindringt, so bemerkt man erst dann eine von der Basis nach der

1) Cohn a. a. O. p. 13, 41.

2) Dufay, Mém. de l'acad de Paris 1736, p. 95, zum Theil schon beobachtet von Hooke, Micrographia, London 1667, p. 120. 3) Dufay a. a. O. p. 98. 4) Meyen, Pflanzenphysiol. 3, p. 519.

Digitized by Google

Spitze fortschreitende Erhebung der Fiederblättchen zweier sich gegenüberstehenden Hauptabschnitte des Blattes, wenn das Messer die Stelle berührt, von welcher aus die (oberhalb des Bewegungsorgangs einzeln getrennt durch den gemeinsamen Blattstiel verlaufenden) Holzbündel zu den beiden gegenüberstehenden Blattabschnitten ausgehen. Schneidet man weiter in den gemeinschaftlichen Blattstiel hinein, so kommt man zu der Stelle, an welcher die Holzbündel zu dem zweiten Paare von Hauptabschnitten des Blattes übergehen, und nun sieht man, dass sich auch an diesem die Fiederblättchen von der Basis aus nach der Spitze zu allmälig zusammenlegen. Zuletzt senkt sich auch der gemeinsame Blattstiel. Die Spaltung des gemeinsamen Blattstiels äussert keinen unmittelbaren Nachtheil auf das Leben des Blattes. Wenn man, nach Wiederausbreitung der Blättchen, die der einen Hälfte desselben reizt, so kann der Reiz nicht unmittelbar auf die der anderen Seite übergehen, sondern er steigt den gemeinschaftlichen Blattstiel entlang bis zum Gelenk herab und kehrt in entgegengesetzter Richtung in die andere Hälfte des Blattes zurück«[1]).

Die Fortleitung des Reizes durch die Gefässbündel oder das Holz geht schneller und leichter in der Richtung von oben nach unten vor sich, als in der umgekehrten. Reizt man eines der mittleren Blättchen eines Hauptblattabschnittes, so schliessen sich die Blättchenpaare nach der Basis des Abschnittes hin viel rascher, als die nach seiner Spitze zu, obwohl im letzteren Falle jedes sich erhebende Blättchen auf die Unterseite des nächst oberen drückt, und somit auch mechanisch reizend auf dasselbe wirkt. Dieser einfache Versuch liefert ohne Ausnahme stets dasselbe Ergebniss, dafern er an Pflanzen mittlerer Excitabilität angestellt wird, deren obere Blättchenpaare nicht allzu empfindlich gegen den Druck der sich schliessenden nächstunteren sind. — Dass der Reiz leichter in der Richtung abwärts fortgepflanzt wird, zeigt ferner ein Experiment Dufay's, welches ebenfalls am Sichersten an Pflanzen von nicht allzu hoher Empfindlichkeit angestellt wird: an einem starken horizontal auf dem Boden liegenden Seitenzweige wurde in der Mitte der Länge der Stängel bis auf die Längsachse verwundet. Die Blätter unterhalb der Verwundungsstelle wurden gereizt, die oberhalb derselben nicht[2]).

Die Fortleitung des Reizes erklärt sich durch den Nachweis, dass die reizbaren Membranen bei der Reizung einen Theil des imbibirten Wassers verlieren. Die durch den Reiz an einer bestimmten Stelle der Membran verursachte Aenderung der Capacität derselben für Wasser, die Ausscheidung von Flüssigkeit und die örtliche Aenderung des Spannungszustands der Gewebe wirken störend auf das labile Gleichgewicht der Wasser- und Membranenmolecüle in der nächsten Umgebung der Reizstelle; auch hier ändert sich die Imbibitionsfähigkeit der Membran, und so in immer weiterer Ferne, wenn auch der Anstoss bei Fortrücken vom Reizungspunkte durch Reibung immer mehr an Intensität abnehmen muss, bis er erlischt. Die Fortpflanzung des Reizes über weite Strecken in den Gefäss- und Holzbündeln wird verständlich durch die Erwägung, dass die Membranen der Holz- und Gefässzellen unter allen pflanzlichen Membranen die grösste Leitungsfähigkeit für Wasser haben, wie denn ganz vorwiegend in ihnen durch moleculare Attraction das von den Wurzeln aufgenommene Wasser sich fortbewegt, welches die von den oberirdischen Theilen durch Verdunstung verlorene Feuchtigkeit ersetzt. Bei Verwundung des Holzes einer kräftig vegetirenden Mimosa tritt aus der Wunde sofort ein Tropfen Flüssigkeit hervor. Der Wasserverlust muss sich, je nach seiner Grösse, in allen benachbarten Geweben bis auf geringere oder weitere Ferne mittelbar fühlbar machen, indem von Membran zu Membran, von Zellhöhle zu Zellhöhle schrittweis das gestörte Gleichgewicht sich herzustellen sucht. War die Störung hinreichend beträchtlich, so erreicht sie benachbarte Bewegungsorgane.

1) Meyen a. a. O. p. 538. 2) Dufay a. a. O. p. 98.

Digitized by Google

Das Maximum der durch den Reiz bewirkten Form- und Richtungsänderung pflanzlicher Organe tritt nicht unmittelbar nach der Reizung ein, sondern nach Verlauf einer gewissen, wenn auch oft sehr kurzen Zeit, eben weil die Erreichung dieses Maximum der Wirkung von der Fortleitung des Reizes bis zu den äussersten von ihm erreichbaren Gränzen abhängt. An wenig umfangreichen und dabei sehr empfindlichen reizbaren Organen, z. B. den Staubfäden von Berberis, ist jene Frist für die gewöhnliche Beobachtung unmessbar kurz. Bei reizbaren Ranken beträgt sie oft 2—3 Minuten. Sichtlich äussert sich dabei die Wirkung des Reizes in den ersten Zeitabschnitten minder rasch, als in späteren, um weiterhin wieder langsamer zu verlaufen, endlich zu erlöschen. Auch bei der Senkung der Blattstiele wenig empfindlicher Individuen der Mimosa pudica ist der gleiche Gang der Bewegung direct wahrnehmbar. Der Natur des Vorganges nach darf es als selbstverständlich bezeichnet werden, dass die Anwendung des Myographion allerwärts die nämliche Erscheinung zeigen würde. Denn der von einem bestimmten Punkte ausgehende Einfluss des Reizes verbreitet sich in geometrischer Progression, rasch anwachsend, und nimmt dann durch die Gegenwirkung des Widerstandes in arithmetischer Progression ab.

Wiederherstellung der Reizbarkeit nach transitorischer Reizung. Unmittelbar nach Eintritt des Zustandes grösster Erschlaffung vorübergehend gereizter Schwellgewebe beginnt die Wiederzunahme des Ausdehnungsstrebens der Membranen derselben. Das Maximum der Expansion wird von verschiedenen reizbaren Gewächsen in sehr verschiedenen Fristen wieder erlangt. Bei den Staubfäden von Berberis unter günstigsten Umständen in etwa 3, bei den Blattkissen von Mimosa in etwa 6 Minuten; nach Verlauf ungefähr einer Stunde von den Blättern der Dionaea muscipula, den Filamenten der Centaureen, bei den durch Schütteln eingekrümmten Sprossen von Vitis vinifera. Die Wiederzunahme der Expansion ist in den ersten Zeitabschnitten rascher, als in den folgenden. Beobachtet an Centaureen[1]), an den Blattstielen von Mimosa, den Staubfäden von Berberis (von mir).

Wird ein gereizt gewesenes Schwellgewebe nach erfolgter Wiedererlangung seines Expansionsstrebens aufs Neue gereizt, und wird dieses Verfahren mehrfach wiederholt, so wird die Reizbarkeit desselben verringert; jeder neue Reiz bewirkt eine geringere relative Erschlaffung des Gewebes. Zugleich nimmt die Ausdehnungsfähigkeit absolut ab; sie erreicht nach jeder neuen Reizung ein geringeres Maass, das Gewebe schwillt bei der Wiederausdehnung zu geringerem Volumen auf als zuvor. Am deutlichsten zeigt sich das an saftreichen, auf Erschütterung sich beugenden Organen, die nicht sensitiv im engeren Sinne sind. Die Fähigkeit der Sprossen von Vitis vinifera, sich nach Schütteln zu krümmen, nimmt bei öfterer Wiederholung des Versuches an dem nämlichen Sprosse rasch ab. Nach 5—6maliger Wiederholung wird sie Null[2]). Die Verminderung des Expansionsstrebens der Schwellgewebe bekundet sich in einer höchst auffälligen Verlangsamung und Verringerung des Längenwachsthumes oft erschütterter Sprossen; einer Verringerung, die bereits Knight auffiel[3]) und deren Bedeutsamkeit

---

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 15.

2) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; Pringsh. Jahrb. 2, p. 248.

3) Knight in philos. transact. 1803, 1811; horticult. transact. 4, p. 2. Knight schreibt die

Digitized by Google

für den gedrungenen Wuchs von Bäumen, die der Einwirkung der Luftströmungen besonders ausgesetzt sind, er mit Recht nachdrücklich hervorhebt. — Auch bei der Wiederausdehnung gereizt gewesener Staubfäden von Centaureen tritt die Erscheinung hervor, dass die Wiederzunahme der Länge nach jeder neuen auf Reizung erfolgten Verkürzung das vor der Reizung erlangte Maass nicht wieder erreicht[1]).

Wenn ein Reiz, der die Bewegung eines im engeren Sinne sensitiven Organs veranlasste, stetig fortdauert, so tritt dessen ungeachtet nach einiger Zeit die Wiederzunahme der Spannung des erschlafften reizbaren Gewebes ein. Die frühere Form und Richtung des sensitiven Organs wird wiederhergestellt, trotz dem, dass der Einfluss, welcher die Bewegung hervorrief, fort und fort besteht. Das reizbare Gewebe gewöhnt sich an den Reiz. Desfontaines beobachtete an einer Pflanze der Mimosa pudica, die er mit sich im Wagen führte, dass sie durch die Erschütterung beim Rollen des Wagens anfänglich die Blättchen schloss, endlich aber, trotz der fortdauernden Erschütterung, ihre Blätter aufrichtete, die Blättchen wieder öffnete und in diesem Zustande verblieb[2]). — Höchst deutlich tritt dieselbe Erscheinung bei der Reizung der Mimosa durch die Schläge eines Inductionsapparats hervor. Wenn ich ein Blatt in der Weise reize, dass ich das Ende eines sehr dünnen schraubenlinig gerollten Platindraths durch ein oberstes Blättchen steche und zur Schlinge flechte, einen anderen solchen Drath etwas unter dem Blatt in den Stängel steche (beide Dräthe stehen mit den Polen eines Inductionsapparats in Verbindung), und nachdem das Blatt von der mechanischen Reizung sich erholt hat, Schläge durchleite, deren Intensität eben nur gross genug ist, um die Blättchen zum Schliessen, das Blatt zum Sinken zu bringen, so erholt sich das Blatt, bei Fortdauer der Schläge, die so schnell aufeinander folgen, dass das rasch wiederholte Anschlagen des Hammers einen musikalischen Ton giebt, schon nach 10—15 Minuten. Bei Unterbrechung des Stroms tritt bisweilen neue Reizung ein: häufiger nicht; für Berührung ist das Blattkissen auch während der Fortdauer der Schläge empfindlich. Plötzliche Steigerung der Intensität der Schläge (durch Heraufschieben der Inductionsrolle) wirkt ebenfalls als neuer Reiz.

Vorübergehende Starrezustände reizbarer Organe. Die Reizbarkeit sensitiver Gewebe wird durch eine Reihe äusserer Einflüsse vorübergehend aufgehoben, die im Allgemeinen mit denen identisch sind, welche die Bewegungserscheinungen fliessenden Protoplasmas während ihrer Dauer zum Stillstand bringen. Die Reizbarkeit besteht nur, solange das sensitive Organ einen bestimmten Gehalt an Wasser besitzt, dessen obere und untere Gränzen übrigens ziemlich weit auseinander liegen. Wird dieser Wassergehalt überschritten, oder wird das Organ wasserärmer, als das Minimum jenes Gehalts erlaubt, so erlischt die Reizbarkeit, aber nicht sofort das Leben des Organs. Seine Reizbarkeit stellt sich wieder her, wenn nach Verlauf selbst eines meist ziemlich langen Zeitraumes das überschüssige Wasser ihm entzogen, oder das fehlende hinzugeführt wird.

Erscheinung vermehrter Holzbildung zu. Dies ist nicht zutreffend, denn sie tritt in kurzen Fristen, und an höchst jugendlichen, noch kein Holz enthaltenden Organen ein.

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 17.

2) In allen Lehrbüchern ist dieser Beobachtung gedacht, z. B. bei Treviranus, Physiol. 2, p. 764; die Quelle konnte ich nicht ausfindig machen.

Wird auf die Wundfläche eines Blattkissens von Mimosa pudica, von dessen oberer Hälfte ein Stück weggeschnitten wurde, sofort nach der Operation, noch ehe die durch die Verletzung geübte Reizung sich ausgleichen konnte, ein Wassertropfen gebracht, so richtet sich der Blattstiel augenblicklich auf, an den Stängel sich andrückend. So lange jener Wassertropfen nicht völlig verdunstet, ist das operirte Kissen nicht reizbar. Wird er von Zeit zu Zeit erneuert, so kann dieser Zustand der Unempfindlichkeit eine längere Frist hindurch erhalten werden. Trocknet der Tropfen aber ab, so stellt sich einige Minuten nachher die Reizbarkeit des Kissens wieder her. — Die Fähigkeit der Staubfäden von Centaureen, nach Berührung sich plötzlich zusammenzuziehen, verschwindet nach Eintauchen derselben in Wasser fast augenblicklich[1]). — Umgekehrt geräth die Mimosa pudica in eine Trockenstarre, wenn sie stark verdunstet, während die Wurzeln nicht genug Wasser zum Ersatz aus dem Boden aufnehmen. »Wird die Erde sehr trocken, so tritt eine fast absolute Starrheit ein; sich selbst überlassen, stellen sich die Hauptstiele horizontal, die Blättchen breiten sich halb oder ganz aus, heftige Schläge und Erschütterungen bewirken kein Sinken der Stiele. Diese durch Wassermangel entstandene Starrheit wird binnen 2—3 Stunden gelöst, wenn man die Erde begiesst. Die Trockenstarre ist nicht etwa mit Welkheit zu verwechseln, obwohl sich diese später natürlich auch einfindet.« Bei der Welkheit werden die Blattgelenke völlig schlaff[2]).

Sinkt die Temperatur unter ein (für verschiedene Pflanzen sehr verschiedenes) Minimum, oder überschreitet sie ein Maximum, so wird die Reizbarkeit sensitiver Organe aufgehoben, ohne dass das Leben der Pflanze beeinträchtigt würde. Bei Mimosa pudica liegt jenes Minimum bei etwa + 15° C.[3]), dieses Maximum bei etwa 40° C. Es bedarf der längeren, beiläufig einstündigen Einwirkung eines der Temperaturextreme, um die Wärme- oder Kältestarre herbeizuführen. Eine Temperatur von 45° C. bringt schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde, eine solche von 50° C. in sehr kurzer Zeit die vorübergehende Wärmestarre hervor. Sowohl im Tageslichte, als im Dunkeln geht bei mittleren Temperaturen der Starrezustand in den reizbaren wieder über[4]). In Wasser tritt die Wärme- oder Kältestarre der Mimosa viel rascher, und bei minder extremen Temperaturen ein als in Luft[5]).

Bei längerer, mehrtägiger Entziehung des Tageslichts tritt an sensitiven Pflanzen (Mimosa pudica, Oxalis) ebenfalls ein Starrezustand ein, welcher bei andauernder Beleuchtung in den reizbaren Zustand wieder übergeführt wird[6]).

Entziehung der atmosphärischen Luft, oder Ersetzung derselben durch ein andres Gas oder Gasgemenge vernichten ebenfalls die Reizbarkeit — vorübergehend, dafern der Aufenthalt der Pflanze in dem ihr nicht angepressten Medium nicht allzu lange dauert.

Wird eine ganze Pflanze von Mimosa pudica 30 Stunden lang unter Wasser gehalten, so büsst sie die Reizbarkeit ein[7]). Ebenso im luftverdünnten Raume[8]). In stark luftverdünntem Raume sind die Staubfäden der Berberiden, Centaureen, Helianthemeen unempfindlich[9]). Die Reizbarkeit wird unterbrochen durch Aufenthalt in einer Atmosphäre von Kohlensäure (fast momentan), von Stickstoff oder Wasserstoff (nach 10—15 Minuten), von Sauerstoff (nach $\frac{1}{2}$—1 Stunde[10]).

Einige narkotische und betäubende Substanzen bringen die Reizbarkeit sensitiver Organe vorübergehend zum Erlöschen, wenn sie in sehr geringer Menge mit denselben in Berührung

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 20. 2) Sachs in Flora 1863, p. 500.

3) Sachs a. a. O. p. 452. — Anders habe ich es nie gefunden. Wie Dutrochet zu der Angabe kommt (Mém. 1, p. 552) sie sei bei 8,75° C. noch empfindlich, ist mir völlig unbegreiflich.

4) Sachs a. a. O. p. 452—457. 5) Derselbe a. a. O. p. 459. 6) Derselbe a. a. O. p. 464.

7) Dufay a. a. O. p. 100. 8) Dutrochet, Mém. 2, p. 563.

9) Kabsch in Bot. Zeit. 1862, p. 342, 344. 10) Derselbe a. a. O. p. 346.

Digitized by Google

treten. So Opiumtinctur, in kleinen Tropfen auf die Blattkissen von Mimosa aufgetragen[1]). Wird ein Tropfen Chloroform auf das obere Ende des gemeinsamen Blattstiels der Mimosa pudica gebracht, so senkt sich dieser nebst den Hauptabschnitten des Blattes sofort, und die Blättchenpaare schliessen sich. Die Reizung geht nach einigen Minuten successiv auch auf die tiefer stehenden Blätter desselben Stammes über. Erst nach längerer Zeit öffnen die Blättchen sich wieder. Dann aber sind sie für Berührung fast unempfindlich. So bleiben sie ziemlich lange; erst nach einigen Stunden erlangen sie die Reizbarkeit wieder. Wiederholung des Betupfens mit Chloroform vernichtet die Reizbarkeit bis zum nächsten Tage; oft tödtet es die Pflanze. Schwefeläther wirkt ähnlich, doch minder energisch[2]). Noch vollständiger und auf längere Zeit wird die Reizbarkeit der Pflanze durch Einbringen unter eine Chloroformdampf enthaltende Glasglocke aufgehoben. Doch hält es nicht leicht, dabei das richtige Maass der Einwirkung zu treffen, welches die Reizbarkeit lähmt, ohne das Leben der Pflanze zu gefährden. Gewöhnlich verderben die Versuchspflanzen nach dem Experimente, ohne ihre Reizbarkeit wieder gewonnen zu haben. Etwa 24 Stunden lang stehen sie straff, anscheinend frisch, für Reiz unempfindlich da, dann beginnen sie zu welken, endlich verdorren sie.

Alle die Mittel, welche vorübergehende Aufhebung der Reizbarkeit hervorbringen, führen bei intensiver oder länger fortgesetzter Einwirkung den Tod der Pflanze herbei. Die Sistirung der Reizbarkeit durch dieselben darf aufgefasst werden als der leichte Eingriff einer Schädlichkeit, welche bei stärkerer Wirkung die Molecularstructur der reizbaren Membranen in nicht mehr auszugleichender Weise stört und ändert. — Soweit die wenig zahlreichen Beobachtungen reichen, die ich an Blattkissen von Mimosa pudica über den Zustand der Straffheit vorübergehend (durch Chloroform oder niedere Temperatur) gelähmter Bewegungsorgane anstellte, sind dieselben während der Lähmung minder straff, als vor und nach derselben: der Winkel, welchen ein und dasselbe Blatt mit dem Stamme bildet, der mit der Spitze nach unten gedreht wurde, ist während des gelähmten Zustands spitzer, als vor dem Eintritt der Lähmung und nach der Wiedererlangung des reizbaren Zustandes.

Zwei bis jetzt vereinzelt dastehende Erfahrungen über die Einwirkung von Inductionsströmen auf reizbare Organe bedürfen noch der Erwähnung. Werden die Schläge eines Inductionsapparats durch eine Pflanze von Stylidium adnatum so geleitet, dass die Blüthen von den Strömen nicht unmittelbar getroffen werden, so werden die Griffelsäulen, ohne zuvor eine Reizbewegung ausgeführt zu haben, während der Dauer des Stromes und noch auf etwa ½ Stunde nachher für mechanische Reize unempfindlich. Späterhin werden sie wieder reizbar. — Werden knospende Blüthen einer Inflorescenz desselben Stylidium in den Strömen getroffen, so entwickeln sie sich im Uebrigen normal weiter; aber die Griffelsäulen sind nach voller Entfaltung nicht mehr reizbar[3]).

1) Schübler, Unters. üb. die Einw. versch. Stoffe 1826, p. 14.
2) Marcet in Arch. de Genève 9, 1848, p. 204.
3) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 358.

Digitized by Google

§ 38.

Spontane periodische Aenderungen der Spannung von Zellmembranen.

Bei sehr vielen Pflanzen treten spontan, auch unter sich gleich bleibenden äusseren Verhältnissen zeitweilig wiederkehrende Zu- oder Abnahmen der Spannung bestimmter Gewebmassen ein, welche Schwankungen des Maasses der Spannungen, Aenderungen der Formen und Richtungen von Pflanzenorganen nach sich ziehen. Die Erscheinung ist sehr wahrscheinlich eben so allgemein, wie die Reizbarkeit lebendiger Zellmembranen. Die spontanen periodischen Aenderungen der Gewebespannung werden aber vielfach verdeckt durch das Ueberwiegen heliotropischer oder geocentrischer Richtungsänderungen von Organen; sie treten nur da ohne weiteres Zuthuen auffällig hervor, wo bedeutende Schwankungen der Gewebespannung in kürzeren Fristen stattfinden. Nur dann kommen diese periodischen Aenderungen zu Stande, wenn die Pflanze in kräftigster Vegetation sich befindet. Es bedarf des Vorhandenseins der günstigsten Vegetationsbedingungen, der Einwirkung einer Beleuchtung von hinreichender Intensität während mindestens der einen Hälfte des Tages, einer Temperatur von gehöriger Höhe, reichlicher Wasserzufuhr, um sie überhaupt eintreten zu lassen. Die Dauer der Perioden, innerhalb deren eine Hin- und Herschwankung der Gewebespannung abläuft, ist für verschiedene Pflanzen und Organe sehr ungleich; in manchen Fällen wenige Minuten, in anderen weit längere Zeit, bis zu 24 Stunden betragend.

Auch die periodischen Aenderungen der Gewebespannung werden zunächst von Aenderungen des Ausdehnungsstrebens von Zellhäuten bedingt. Dies ergiebt sich nicht allein aus der Erscheinung, dass die meisten leicht reizbaren Organe auch spontane periodische Bewegungen zeigen, welche ihren Sitz in denselben Gewebemassen haben, durch deren Schwellungen und Erschlaffungen die Reizbewegungen vermittelt werden (vergleiche weiter unten), sondern auch und in noch überzeugenderer Weise aus dem anatomischen Baue der einfachst organisirten Gewächse, welche periodische Bewegungen zeigen. Die Oscillatorieen sind Fadenalgen, deren einzelne Individuen einfache Zellreihen darstellen. Die Zellen haben bei allen hieher gehörigen, durch hinreichende Grösse der Organe eine genauere Untersuchung zulassenden Formen feste elastische Seitenwände; bei grösseren Arten (wie Oscillaria princeps Vauch. z. B. auch eben solche Querscheidewände zwischen den einzelnen Zellen. Die Fäden haben schraubenlinige Form; die einer Schraube mit zahlreichen, engen Windungen z. B. bei Spirulina, die einer langgezogenen Schraube mit ½—1½ Windungen bei Oscillaria, Phormidium u. A. Die Wendung der Schraubenlinie ist beständig links. Freischwimmende Fäden bewegen sich, unter andauernder Linksdrehung, um die eigene Achse, eine Strecke weit nach der einen Richtung; dann setzt nach kurzem Stillstande die Bewegung in die entgegengesetzte um, und so fort in stetem Wechsel — bei verschiedenen Arten in sehr ungleich langen Fristen und mit ungleicher Schnelligkeit. Fäden, die nur ½ bis 1 Umlauf einer offenen Schraube bilden, machen durch die das Fortrücken begleitende Achsendrehung den Eindruck

Digitized by Google

pendelartigen Hin- und Herschwingens; so auch an einem Ende eingeklemmte Fäden. Stösst der Faden auf ein Hinderniss seines Fortrückens, so krümmt und beugt er sich in verschiedenartiger Weise, bisweilen zu völligen Schlingen[1]). Die mikroskopische Untersuchung auch der grössten beweglichen Oscillarieen zeigt durchaus keine besonderen Bewegungsorgane (schwingende Wimpern u. dgl.), keine sichtbaren Verschiedenheiten der Structur der Seitenwände. (Bisweilen sieht man, bei Zusatz feinvertheilter gepulverter Substanz zum Wasser, der Aussenseite von Oscillarienfäden streckenweise an schraubenlinig verlaufenden Streifen feste Partikel sich reihenweise anheften, und zwar in linkswendigen Schraubenlinien, doch ist diese Erscheinung nicht eben häufig). Die Bewegungen müssen zu Stande kommen durch abwechselnde Verkürzungen schraubenliniger Längsstreifen des Fadens und Verlängerungen anderer solcher, den sich verkürzenden paralleler Längsstreifen. Die Fäden sind einfache Zellreihen; der Druck unter welchem der flüssige Inhalt der Zellen steht, ist als ein hydrostatischer nothwendig allseitig gleichmässig. Somit können jene Verkürzungen und Verlängerungen bestimmter Längsstreifen der Fäden nur in den Seitenflächen der Membranen der Zellen ihren Sitz haben. Ein periodisches Anwachsen und Wiedernachlassen des Expansionsstrebens innerhalb umgränzter Stellen der Membranen muss es sein, welches die Bewegungen der Oscillarien vermittelt[2]).

Eine der verbreitetsten, auf periodischen Aenderungen der Gewebespannung beruhenden Bewegungserscheinungen von Pflanzen ist die Nutation[3]) eingekrümmter Enden wachsender Sprossen. Sehr viele in der Entfaltung begriffene Enden von vegetativen wie von blüthentragenden Achsen zeigen eine Krümmung; manche nur eine leichte Beugung seitwärts (z. B. die Stiele der Blüthenköpfe von Pyrethrum caucasicum, Helianthus annuus, die Hauptachse der Gesammtinflorescenz von Scorzonera hispanica, Nothoscordon fragrans, vieler Gräser); bei vielen ist die Beugung bis zur hakenförmigen Einkrümmung gesteigert (z. B. Laubsprosse von Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea, der Arten von Corylus; Achsen der Inflorescenzen von Corydalis cava, Funkia coerulea, Sedum reflexum, Stiele der Blüthenköpfe des Acroclinium roseum, Allium rotundum). Die Richtungen dieser Krümmungen sind veränderlich. Die Sprossenden sind successiv nach verschiedenen Richtungen der Windrose geneigt und diese Richtungsänderungen treten ein vermöge Schwankungen der Gewebespannung, welche auch dann stattfinden, wenn die Pflanze unter gleichbleibenden Verhältnissen, z. B. in constanter Temperatur und tiefer Finsterniss sich befindet. Die Fähigkeit der Achsenenden zur Nutation ist auf einen bestimmten, meist rasch vorübergehenden Entwickelungszustand beschränkt. An wachsenden Sprossenden ist die nutirende Stelle in stetem Vorrücken nach der Spitze hin begriffen. Die jüngsten Internodien nehmen an der Nutation ebenso wenig Theil, als diejenigen, welche ein bestimmtes Alter erreicht haben.

1) Nägeli, Beitr. z. Bot. 2, p. 89; Cohn in N. A. A. C. L. 24, pars 1, Tf. 15.

2) Wie bereits 1850 durch v. Mohl ausgesprochen wurde: v. Mohl in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 4, p. 294.

3) Dieser Ausdruck wurde früherhin sowohl für positiv heliotropische Krümmungen, als für die oben besprochenen, bisher wenig beachteten Richtungsänderungen gebraucht; vergl. De Candolle, Physiol. 2, p. 843.

Digitized by Google

Diese Krümmungsrichtungen werden vielfach durch einseitige Beleuchtung, durch die Schwerkraft, bei den Gräsern selbst durch die Richtung des Windes beeinflusst; bei verschiedenen Pflanzen in sehr verschiedenem Grade. Die Zweigenden von Ampelopsis hederacea z.B. sind ausnahmslos in einer Ebene gekrümmt, welche die Achse des Sprosses und die Lothlinie in sich aufnimmt; sehr häufig ist das umgebogene Ende des Sprosses über die Lothlinie hinaus gebeugt; einwärts, dem schräg aufsteigenden älteren Sprossstück annähernd parallel gerichtet. Werden solche Sprossenden in dem, zur Demonstration des Knight'schen Versuchs dienenden Rotationsapparat mit der Convexität der Krümmung nach aussen gerichtet aufgestellt, so gleicht bei einer Drehungsgeschwindigkeit von 2 Umläufen in der Secunde die Krümmung nach 3—4 Stunden sich fast vollständig aus. Steht die Rotationsachse horizontal, und wirkt einseitige Beleuchtung auf den Apparat, so behalten die Sprossenden eine mässige, gegen den Lichtquell convexe Krümmung. Es leuchtet ein, dass die Incurvation dieser Sprossenden in erster Linie von der Schwerkraft, in zweiter von negativem Heliotropismus bedingt wird, dessen Wirkung, zu derjenigen der Schwerkraft hinzutretend, das passiv in die Lothlinie herabgesunkene Sprossende noch über diese hinauskrümmt. Die Nutation wird dadurch gänzlich verdeckt. Werden solche Sprossenden aber in Finsterniss, und mit dem älteren Stucke der Achse senkrecht aufwärts aufgestellt, so ändert sich der Winkel, welchen die Einkrümmungsebene mit der des Meridians bildet, in aufeinanderfolgenden Zeiträumen. Andere übergeneigte Sprossenden werden durch einseitig intensivere Beleuchtung in ihrer Richtung vorwiegend bestimmt. Die Inflorescenzen von Nothoscordon fragrans sind stets nach der Seite stärkster Beleuchtung übergebogen, bei freiem Stande und heiterem Himmel sämmtlich genau der Sonne zugewendet. In der Mehrzahl der Fälle überwiegen aber die spontanen, der Pflanze selbst innewohnenden Aenderungen der Gewebespannung bis zu einem gewissen Grade diejenigen, welche durch äussere Einflüsse, insbesondere durch die Insolation, hervorgebracht werden. Auch bei einseitiger Beleuchtung vollziehen die übergeneigten Sprossen Richtungsänderungen, bei denen sie den Winkel mit der durch die Richtung intensivster Beleuchtung gelegten Verticalebene bald verkleinern, bald vergrössern, bald in jene Ebene ein- und bald aus ihr wieder heraustreten. Nur in seltenen und vereinzelten Fällen ist bei nichtwindenden und nichtrankenden Gewächsen während der Tageszeit die Hinwegwendung des geneigten Sprossendes von der Lichtquelle so beträchtlich, dass dasselbe einen vollen Halbkreis beschreibt, den Lichtstrahlen die convexe Seite zuwendend. Geschieht dies, so erfolgt gemeinhin sehr bald ein völliges Ueberschlagen der Sprossspitze, die dann ihre concave Seite dem Lichte zukehrt. So betrug z. B. der Winkel des seitwärts geneigten oberen Theils einer Inflorescenz von Umbilicus horizontalis DeC. mit der Verticalebene stärkster seitlicher Beleuchtung am 9. Mai

7 Uhr a. m.	165°
8 ,, ,, ,,	178°
9 ,, ,, ,,	0°
9 ,, 30 min.	333°
2 ,, p. m.	220°
3 ,, ,, ,,	200°
3 ,, 45 min.	180°
5 ,,	170°
6 ,,	10°

Aehnliche Erscheinungen zeigen überhängende Blüthenköpfe von Helianthus annuus, Pyrethrum caucasicum.

In voller Reinheit tritt der Vorgang hervor, wenn die überhängenden Sprossenden in tiefer Dunkelheit ihre Richtungen ändern. Es zeigt sich dann, dass ein und dasselbe Object mit seiner Extremität eine Zeit lang rechtsumläufige Spiralen beschreibt, die dann plötzlich in linksumläufige umsetzen oder umgekehrt, dass die Dauer der Perioden, während denen die nämliche Richtung der Umläufe eingehalten wird, für dasselbe Object wie für verschiedene Objecte ähnlicher Art eine sehr ungleiche ist, und dass auch die Geschwindigkeiten, mit welchen die seitlichen Ablenkungen vor sich gehen, in verschiedenen Zeitabschnitten sehr verschiedene sind. So betrugen (um aus vielen Beispielen einige hervorzuheben) die Winkel,

Digitized by Google

welche eine Anzahl gleichzeitig in einem finsteren Schranke aufgestellter Blüthenkopfstiele von Pyrethrum caucasicum mit derjenigen Ebene machten, in welcher die Stiele bei Anfang des Versuches gekrümmt waren:

	I.	II.	III.	IV.	V.
15 Min. nach Beginn des Versuchs	40°	0°	10°	76°	250°
nach weiteren 15 Min.	60°	0°	55°	80°	180°
,, ,, — ,,	80°	0°	90°	65°	135°
,, ,, 12 Std.[1])	90°	350°	61°	50°	138°
,, ,, 15 Min.	96°	345°	50°	80°	120°
,, ,, 15 ,,	90°	105°	80°	0°	295°
,, ,, 15 ,,	90°	85°	95°	355°	300°.

Die Aenderungen der Richtungen der seitlich geneigten Sprossenden beruht darauf, dass in einem gegebenen Zeitraume das Gewebe einer bestimmten Kante des Sprosses das stärkste Ausdehnungsstreben besitzt, und dass in auf einander folgenden Zeiträumen dieses Ueberwiegen des Ausdehnungsstrebens an verschiedenen Kanten des Sprosses statt findet. Diejenige Kante, deren Expansion die beträchtlichste ist, wird convex, die ihr gegenüberliegende concav. Nach einiger Zeit wird die Expansion des Gewebes einer anderen Stängelkante grösser als diejenige der bisher convexen; dann wird die nunmehr im stärksten Dehnungsstreben begriffene Kante stärkst convex, die zuvor convex gewesene minder convex, gerade (als Seitenkante) oder concav. Das seitlich gewendete Stängelende ändert dadurch seine Richtung, indem es mit seiner Spitze den Bogen eines Kreises oder einer Ellipse beschreibt, welche Ellipse so lang gezogen sein kann, dass der von dem Stängelende zurückgelegte Weg einer geraden Linie sich nähert. Es findet bei diesen Vorgängen keine Torsion des Stängels statt. Vorspringende Längsleisten der Aussenfläche desselben (wie sie z. B. bei Pyrethrum caucasicum sich finden) oder mit Farbe dem Stängel aufgetragene, der Achse desselben parallele Linien bleiben gerade. — Die Nutation dauert in allen genauer darauf untersuchten Fällen nur so lange an, als das in ihr begriffene Organ noch in die Länge wächst. Während der Richtungsänderungen des übergeneigten Sprossstücks verlängern sich alle Kanten desselben.

Die eben gemachte Angabe über die Mechanik der Nutation bezieht sich nur auf das Aeusserliche der Erscheinung. Da alle Kanten des seine Richtungen ändernden Organs sich verlängern, so kann die Richtungsänderung zwar nur auf relativ stärkster Verlängerung der jeweilig convexen Kante beruhen. Diese stärkere Verlängerung kann aber begründet sein in einer Steigerung der Dehnbarkeit der zur betreffenden Stängelkante gehörigen passiv gedehnten Gewebe, oder in einer absoluten Steigerung der Expansion ihrer Schwellgewebe, oder endlich in einer relativen Steigerung dieser Expansion, welche in der convex werdenden Kante etwas zunimmt, in den zuvor convex gewesenen etwas abnimmt. Gegen die erste dieser drei Möglichkeiten spricht von vorn herein der Umstand, dass die Spannungsdifferenzen zwischen passiv gedehnten und zwischen Schwellgeweben in den nutirenden Organen sehr häufig nur äusserst gering sind. Spaltet man die Krümmungsstelle von Inflorescenzachsen des Sedum reflexum, Allium rotundum durch einen auf der Krümmungsebene senkrechten Längsschnitt, so klaffen die Hälften kaum. Auch die Epidermis für sich ist nur wenig gespannt. Die Prüfung jener Hypothese durch das Experiment hat grosse praktische Schwierigkeit: es ist kaum möglich, Längsstreifen passiv gedehnter Gewebe von so durchwegs gleichem Querschnitte herzustellen, dass aus der Vergleichung der Dehnung, welche sie durch ein angehängtes Gewicht erfahren, mit Sicherheit ein verschiedenes Maass ihrer Dehnbarkeit erschlossen werden könnte. — Die zweite jener Voraussetzungen würde bedingen, dass mit der Dauer der Nutationsbewegungen die Steifig-

1) Die Nacht liegt zwischen diesen und den vorigen Beobachtungen.

keil der gekrümmten Theile stetig zunähme. Dies ist nicht der Fall. Bestimmt man diese Steifigkeit durch Ermittelung der Differenz der Bögen, in welchen sich das nutirende Sprossstück bei horizontaler Stellung der Bogensehne dann krümmt, wenn die convexe Kante erst nach oben, sodann nach unten gewendet wird, so erhält man zwar zu verschiedenen Zeiten verschiedene (bei Pyrethrum caucasicum z. B. zwischen 30° und 50° schwankende) Werthe; aber häufig wächst diese Differenz, der Ausdruck relativer Schlaffheit des Sprossstücks, mit der Dauer der Nutation. Eine stetige Abnahme der Differenz tritt erst dann ein, wenn im letzten Zeitabschnitte der Nutation die Aufrichtung des bis dahin gebeugten Stängelendes beginnt, vermittelt durch die rasche Steigerung der Widerstandsfähigkeit der (verholzenden) passiv gedehnten Gefäss- und Holzbündel. — Zu Gunsten der dritten Möglichkeit spricht dagegen folgende Beobachtung. Wird aus der eingekrümmten Stelle eine Inflorescenzachse von Sedum reflexum, Allium rotundum durch zwei der Einkrümmungsebene parallele Schnitte eine Mittellamelle isolirt, und die Krümmung derselben durch Nachzeichnen des Umrisses auf Papier aufgetragen; wird dann durch Führung eines halbirenden Längsschnitts senkrecht auf die Schnittflächen des Präparats dasselbe in eine concave und eine convexe Längshälfte zerlegt, so zeigt die erstere eine geringe, auf dem Freiwerden der zwischen dem centralen und dem peripherischen Gewebe bestehenden Spannung beruhende Steigerung der Incurvation. Die convexe Längshälfte des Präparats zeigt aber keine entsprechende Verminderung ihrer Krümmung, vielmehr sehr oft eine merkliche Zunahme derselben. Hieraus geht hervor, dass die zeitweilig obere Längshälfte des Organs in einem Zustand gesteigerter Expansion ist; dass insbesondere das Rindengewebe in einem Dehnungsstreben sich befindet, welches dem des Markes mindestens gleichkommt, oft es übertrifft. Im unverletzten Sprosse hat dieses Dehnungsstreben das antagonistisch wirkende sämmtlicher Schwellgewebe der concaven Stängelhälfte zu überwinden; nach der Entfernung dieser Gewebe aber nur noch dasjenige der zunächst der Schnittfläche angränzenden Schwellgewebe; unter Umständen kann die Incurvation dann wachsen. — Gleich oberhalb wie unterhalb der Krümmungsstelle krümmen sich die Schnittflächen beider Längshälften convex. — Auch die Analogie mit der Richtungsänderung von Pflanzentheilen zur Tages- und zur Nachtzeit — eine Erscheinung, welche der gemeinen Nutation offenbar analog ist, und welche nachweislich auf Aenderungen des Expansionsstrebens von Schwellgeweben beruht (vergleiche weiter unten) — auch diese Analogie fordert die Annahme gleicher Ursachen für die bei der Nutation eintretenden Richtungsänderungen.

Alle Erwägungen weisen darauf hin, dass die Nutation durch Zunahme des Ausdehnungsstrebens der Schwellgewebe innerhalb bestimmter Längsstreifen des Organs während gleichzeitiger Abnahme des Ausdehnungsstrebens analoger Gewebe innerhalb andrer Längsstreifen hervorgebracht werde. Dieser Wechsel der An- und Abspannung der Schwellgewebe schreitet gemeinhin nicht in bestimmter Richtung und nicht in gleichem Rhythmus rings um das nutirende Organ vor; sondern die Richtung setzt oft plötzlich um, und oft sind es weit von den bisher expansivsten entlegene Längsstreifen von Schwellgewebe, in welchen das zeitweilige Maximum des Ausdehnungsstrebens eintritt.

In regelmässigeren Perioden, und mit nicht häufigen Ausnahmen auch die einmal eingeschlagene Richtung der Bewegung festhaltend, vollziehen die meisten Ranken Nutationen[1]), viele davon ausnehmend schnelle. Die Kreise oder Ellipsen, welche in Folge solcher Nutation das Ende der Ranken von Echinocystis lobata beschreiben, werden durchschnittlich in 1 St. 40 Min., die von Passiflora gracilis in durchschnittlich 1 St. 1 Min. durchlaufen[2]). Bei vielen Rankengewächsen nutiren auch die Stängelglieder, welche die Ranken tragen, zugleich

1) Dutrochet in Comptes rendus 17, 1843, p. 989 (Pisum).
2) Darwin on the movements of climbing plants, Abdruck aus Jat. Linn. Soc., v. 9, p. 76, 89.

mit dieser und in demselben Sinne: so z. B. bei Pisum, den meisten Arten von Bignonia, bei Eccremocarpus, Passiflora gracilis[1]); bei anderen nutiren die Ranken allein, z. B. bei den meisten Passifloren, bei Cobaea. In Finsterniss geschehen diese Nutationen mit grosser Gleichmässigkeit und Stetigkeit. Einseitige Beleuchtung verlangsamt die Bewegung vom Lichtquell hinweg und beschleunigt diejenige zu ihm hin. So durchlief beispielsweise das obere Ende des Stängels von Pisum sativum die Hälfte der Umgänge nach dem Fenster hin, von welchem her Licht einfiel, in 1 St. 40 Min., 1 St., 1 St. 10 Min., und 45 Min. Zur Zurücklegung der mit den erwähnten abwechselnden Umläufehälften vom Fenster hinweg wurden dagegen erfordert 2 St. 30 Min., 2 St. 30 Min., 2 St. 2 Min., 1 St. 30 Min.; — zu jenen im Mittel ca 1 St. 12 Min.; zu diesen 2 St. 8 Min.[2]). Auch diese Nutationen erfolgen nicht dadurch, dass Torsionen der Ranken eintreten, sondern durch relative Verlängerung bestimmter, relative Verkürzung anderer Kanten des Organs[3]). Die Nutationsfähigkeit auch der Ranken ist an eine kurze Periode der Entwickelung geknüpft, sie übersteigt für jede Ranke kaum irgendwo den Zeitraum von drei Tagen. Die Ranke beginnt schon frühe zu nutiren, doch ist die Nutation zunächst langsam, und beschleunigt sich nur allmälig[4]). Ranken, welche in der Knospenlage gekrümmt oder eingerollt sind, beginnen die Nutation erst nach Eintritt der von unten nach oben fortschreitenden Geradestreckung, so z. B. die in der Knospe in 4—6 Windungen spiralig eingerollten Ranken von Bryonia dioïca. Die Nutation weitaus der meisten Ranken wird für immerhin unterbrochen, wenn die Ranke auf ihrem Wege an einen festen Körper trifft. In Folge ihrer Reizbarkeit umschlingt sie dann denselben (S. 306). Nur bei den Ranken weniger Gewächse tritt nach der Umschlingung eines festen Gegenstands das wechselnde Spiel der An- und Abspannung von Schwellgeweben mit solcher Intensität wieder ein, dass die Kante, mit welcher die Ranke die umwundene Stütze berührt, wieder zur längsten wird; die Ranke somit von der Stütze sich abwickelt. So bei Bignonia speciosa und capreolata[5]).

Noch gleichmässiger und noch beständiger in ihrer Richtung ist die Nutation der wachsenden Sprossenden von Schlingpflanzen und der Blattenden der mit ihren Blättern Stützen umschlingenden Farrn (Lygodium). Bei allen Schlingpflanzen ohne Ausnahme hängen diese Enden seitlich über, und bei allen beschreiben deren Extremitäten Kreise, indem sie so lange successiv verschiedenen Himmelsrichtungen sich zuwenden, bis sie mit einer Seitenkante an eine feste umschlingbare Stütze treffen. Diese Aenderungen der Richtung erfolgen mit seltensten Ausnahmen[6]) dauernd gleichsinnig, und übereinstimmend mit der constanten Richtung, in welcher weiterhin der windende Stängel seine Stütze umschlingt: Bei der Mehrzahl der Schlingpflanzen vollziehen sie sich in links gewendeten Umläufen; bei nur wenigen, z. B. Humulus Lupulus, Manettia bicolor, in rechts gewendeten. Auch diese Richtungsänderungen beruhen nicht auf Drehungen des Stängels um seine eigene Achse, sondern auf stetig in derselben Richtung fortschreitender, den Stängel schraubenlinig umkreisender Zunahme und darauf folgender Wiederabnahme des Expansionsstrebens von Längsstreifen

1) Darwin, ebendas. p. 56, 62, 89, 99. 2) Derselbe a. a. O. p. 65. 3) Derselbe, ebendas. p. 99.
4) Derselbe a. a. O. p. 98. 5) Derselbe a. a. O. p. 55, 57.
6) Die Richtung ist veränderlich bei Hibbertia dentata, gelegentlich so auch bei Tropaeolum tricolorum, Bignonia Tweedyana (Darwin a. a. O. p. 21, 35, 51).

Digitized by Google

der peripherischen Schwellgewebe eines bestimmten Querabschnitts des Stängels, welcher Abschnitt ebenso wie der der gemeinen Nutation fähige, fortwährend den Ort verändert, gegen die Spitze des wachsenden Organs vorrückend. Dass nicht Torsionen des nutirenden Organs die Nutation bedingen, ergiebt sich aus der Betrachtung vorspringender, der Längsachse des Stängels paralleler Kanten der Aussenfläche desselben, wie sie z. B. bei Dioscorea japonica Thunb., Humulus Lupulus L. sich finden, oder aus der Betrachtung der Stängelaussenfläche mit Farbe aufgetragener, der Stängelachse paralleler Streifen. Solche Kanten oder Streifen bleiben gerade, oder gestalten sich doch nur zu einer geringen Zahl von Umgängen um den sich schwach drehenden Stängel, während die überhängende Extremität des Stängels eine grosse Anzahl von vollen Kreisen beschreibt. So erwies sich z. B. ein nutirendes Internodium von Humulus Lupulus nur dreimal um die eigene Achse gedreht, nachdem es das überhängende Ende des Sprosses 37 Umgänge hatte beschreiben lassen; und während der ersten dieser Umgänge fand gar keine Torsion des Stängels statt[1]).

Die Nutationsbewegungen windender Stängel sind im Allgemeinen langsamer als die von Ranken. Solche Schnelligkeit der Umgänge, wie sie bei den Ranken von Passiflora gracilis, Cobaea scandens u. A. sich findet, kommt bei Schlingpflanzen überhaupt nicht vor. Die schnellsten Umgänge vollzieht unter den beobachteten Schlinggewächsen Akebia quinata (im Maximum einen Umgang in 1 St. 40 Min.), Phaseolus vulgaris (in 1 St. 55 Min.), Humulus Lupulus (in 2 St.). Fünf bis 6 Stunden sind sehr häufig die für einen Umlauf erforderte Zeit, in vielen Fällen sind die Bewegungen noch weit langsamer[2]). Die Mechanik derselben stimmt völlig überein mit derjenigen der gemeinen Nutation. Eine längsgespaltene Mittellamelle des gekrümmten Stängelstücks von Dioscorea japonica oder Humulus Lupulus steigert die Incurvation der convexen sowohl als auch der concaven Hälfte, ganz so wie dies an dem gleichen Präparat aus der gekrümmten Inflorescenzachse von Sedum reflexum geschieht (S. 324). Auch die Nutation von Schlingpflanzen wird durch einseitige Beleuchtung mächtig beeinflusst. Der Halbkreis nach der Lichtquelle hin wurde von dem nutirenden Spross z. B. von Ipomoea jucunda in $^5/_{11}$ der Zeit zurückgelegt, welcher es zur Durchlaufung des Halbzirkels vom Lichte hinweg bedurfte; bei Lonicera brachypoda in $^5/_{11}$ dieser Zeit[3]).

Die auffälligsten und bekanntesten Richtungsänderungen pflanzlicher Organe, welche auf periodischen Aenderungen des Ausdehnungsstrebens von Schwellgeweben beruhen, vollziehen sich in der Art, dass der Pflanzentheil in einer bestimmten Bahn in zweien einander entgegengesetzten Richtungen abwechselnd hin und her sich bewegt. Es finden nicht, wie bei der Nutation, in sehr verschiedenen Parthieen von Schwellgeweben successiv Steigerung oder Verminderung der Expansion statt, sondern es alterniren Zu- und Abnahme des Ausdehnungsstrebens nur in bestimmt umschriebenen, meist eng umgränzten Schwellgewebsmassen. Die Bewegungen sind in der Richtung regelmässig abwechselnd, pendelartig, meist erfolgen sie innerhalb einer planen Ebene[4]). Hat der Pflanzentheil die Bahn der Bewegung in der einen Richtung zurück gelegt, so tritt eine Pause, eine kürzere oder längere Zeit der Ruhe ein, nach deren Ablauf erst die entgegengesetzte Bewegung beginnt. Besonders lang, bis zu 12 Stunden, sind diese Pausen bei der verbreitetsten der hieher gehörigen Erscheinungen; bei derjenigen, welche darin besteht, dass Organe (Blätter, Blatttheile, Blüthen,

1) Darwin a. a. O. p. 5. 2) Derselbe a. a. O. p. 11 ff. 3) Derselbe a. a. O. p. 23.

4) Doch kommen auch periodische Einrollungen mit doppelter Krümmung vor, die mit Aufrollung wechseln: so an den Petalis von Lychnis diurna und vespertina.

Digitized by Google

während des Tages eine bestimmte Stellung innehalten, aus welcher sie bei Herannahen der Nacht in eine andere Stellung übergehen. In dieser Nachtstellung verweilen sie bis nach Anbruch des Morgens, und nehmen dann die Tagesstellung wieder ein: ein Wechsel, welcher gemeinhin als Schlaf und Wachen pflanzlicher Organe bezeichnet wird.

Dieser Vorgang ist sehr wahrscheinlich ein ganz allgemeiner, nur dass er in sehr vielen Fällen der Geringfügigkeit der eintretenden Richtungsänderungen wegen nicht merklich hervortritt. In Bezug auf das vielfache Vorkommen des Wechsels zwischen auffälliger Tag- und Nachtstellung sei beispielsweise erwähnt, dass ausser den allgemein bekannten Fällen solcher Richtungsänderungen der Blätter von Leguminosen, Oxalideen, Atriplicineen, Malvaceen u. s. w.[1]), auch die Blattstiele der Kotyledonen aller darauf angesehenen Keimpflanzen von Sileneen und Alsineen während der Nacht sich aufwärts krümmen (bei Stellaria media in dem Maasse, dass die oberen Flächen der beiden Kotyledonen sich an einander legen); — dass die Blätter von Kopfkohlpflanzen, die der Pistia Stratiotes, Nachts dichter an einander schliessen als Tages.

Die Nachtstellung von Pflanzentheilen wird in allen darauf untersuchten Fällen dadurch herbeigeführt, dass das Expansionsstreben einer ausserhalb der Achse des Organs gelegenen, umgränzten Zellgewebsmasse anwächst; die Tagesstellung dadurch, dass das Expansionsstreben derselben Schwellgewebsmasse abnimmt. Während dieser periodischen Zu- und Abnahme bleibt das Ausdehnungsstreben anderer Schwellgewebe des nämlichen Pflanzentheils entweder stationär, oder es ändert sich dasselbe innerhalb solcher Gewebemassen, welche den in seiner Expansion vorzugsweise veränderlichen antagonistischen wirken, in entgegengesetztem Sinne: während dort bedeutende Abnahme eintritt, erfolgt hier geringe Zunahme, und umgekehrt. Die Aussenfläche der beweglichen Stelle des Organs, nächst unter welcher diejenige Schwellgewebmasse liegt, deren Expansion allein oder weitaus am intensivsten wechselnd zu- und abnimmt, steigert bei Eintritt der Nachtstellung ihre Länge und Convexität; bei Eintritt der Tagesstellung verringert sie beide. — Die Schwankungen der Expansion finden ganz vorwiegend in dem Schwellgewebe nur einer Längshälfte des seine Form und Richtung ändernden Stücks des Pflanzentheils (des Bewegungsorgans) bei denjenigen sensitiven Pflanzen statt, deren Reizstellungen durch die Erschlaffung des einen von zwei antagonistisch wirkenden Schwellgeweben herbeigeführt werden. Das reizbare Gewebe ändert bei den periodischen Bewegungen sein Ausdehnungsstreben in weit minderem Grade, als das ihm entgegenwirkende. Bei dem Uebergange aus der Tages- in die Nachtstellung nimmt das Ausdehnungsstreben des nicht reizbaren Schwellgewebes zu; bei dem Eintritt des entgegengesetzten Ueberganges ab. In jenem Falle wird das ganze Bewegungsorgan straffer und steifer. Der Uebertritt aus der Nacht- in die Tagesstellung ist mit einer Erschlaffung des Bewegungsorgans verknüpft.

Die Richtung, welche sensitive Organe bei der Nachtstellung einnehmen, ist derjenigen ihrer Reizstellungen ähnlich oder gleich. Wie aus dem Vorstehenden sich ergiebt, ist diese Aehnlichkeit eine blos äusserliche. Reizstellung und Schlafstellung sind wesentlichst dadurch verschieden, dass die erstere von einer Erschlaffung, die letztere von einer Zunahme des Turgors des Bewegungsorgans begleitet ist. Dieser Unterschied tritt auch darin hervor, dass in Nachtstellung befindliche sensitive Organe reizbar, und zwar noch empfindlicher für Reize sind,

1) De Candolle, Physiol. vég. 2, p. 855; deutsch v. Röper, 2, p. 630.

als dieselben in Tagstellung begriffenen Organe. »Man sieht die Blätter der Mimosa pudica im Schlaf auf Reizung im Mittel mit ebenso grosser Amplitude sich bewegen, wie im Wachen; kleiner wird dieselbe nur, wenn durch die Nachtstellung der Winkel zwischen dem Blattstiel und dem ihn tragenden Stängelgliede bis zu einem gewissen Grade verkleinert ist«[1]). — Höchst anschaulich zeigt sich diese Differenz zwischen Nacht- und Reizstellung an den Bewegungsorganen der 7—9 Fingerblättchen der Blätter der Oxalis lasiandra Grah. Bei Reizung durch Erschütterung sowohl, wie bei Eintritt der Nachtstellung nähern die zuvor annähernd horizontal ausgebreiteten Blättchen ihre Unterseiten deren gemeinsamen Blattstiel. Kehrt man ein in Schlafstellung befindliches Blatt um, so dass der gemeinsame Blattstiel senkrecht aufwärts gerichtet ist, so öffnen sich die spitzen Winkel nur sehr wenig, die sie mit dem Blattstiel bilden. Reizt man jetzt aber die Bewegungsorgane durch heftige Erschütterung des ganzen fortwährend umgedrehten Blattes, so senken sich sofort die Blättchen, die Winkel zwischen ihnen und dem Blattstiel werden beinahe rechte. Das Gewicht der Blättchen beugt das erschlaffte Bewegungsorgan weit abwärts. — Die Thatsache der Zunahme der Straffheit der Bewegungsorgane bei Eintritt der Nachtstellung wurde durch Brücke an den Kissen der Hauptblattstiele der Mimosa pudica entdeckt, desjenigen Theils dieser Stiele, welcher bei Eintritt der Tages- oder Nachtstellung wie auch bei der Reizung allein seine Form und Richtung ändert[2]). Wurde die Straffheit des Blattkissens auf die Weise bestimmt, dass zunächst der Winkel (α) beobachtet wurde, welchen ein bestimmter Blattstiel bei einer Seitwärtsneigung der Pflanze bis zu dem Grade, dass der Blattstiel horizontal stand und die Blattoberfläche nach oben gekehrt war, mit dem Stamme machte; — dass sodann der Winkel zwischen Stängel und Blattstiel (α') bei umgedrehter Stellung der Pflanze, bei horizontaler Richtung des Blattstiels und Wendung der unteren Blattflaebe nach oben gemessen, und die Differenz beider Winkel ermittelt wurde, so zeigte sich, dass an einem und demselben Blatte diese Differenz (welche ein Maass der Schlaffheit des Gewebes des Blattkisseus ist) bei Beginn der Bewegung, welche aus der Tages- in die Nachtstellung langsam überführt, rasch abnahm. Sie betrug z. B. für ein Blatt Nachmittags 3 Uhr 21°, Abends 7½ Uhr 12°; für ein anderes Blatt Nachmittags 3 Uhr 27°, Abends 7½ Uhr 15°[3]). »Später als 7½ Uhr Abends habe ich den Versuch nicht in der gewohnten Weise anstellen können, weil die Pflanzen se empfindlich wurden, dass die Blattstiele jederzeit in (Reiz-) Bewegung geriethen, wenn ich den Topf umkehrte um α' zu messen. Ich habe mich deshalb damit begnügen müssen, nachdem ich den Winkel α gemessen hatte, was jederzeit ohne alle Schwierigkeit gelang, den Topf soweit auf die andere Seite zu neigen, dass der Blattstiel senkrecht stand, den Winkel zu messen, den er nun mit dem Stamme machte, und das Resultat mit einem ähnlichen Versuche, den ich am Tage an derselben Pflanze anstellte, zu vergleichen. Ich habe hierbei die Differenz am Abend und in der Nacht niemals grösser, häufig aber beträchtlich kleiner gefunden als am Tage. Bringt man hierzu noch, dass bei der Stellung, welche die Blätter zweiter Ordnung im Schlaf annehmen, das Gewicht des Blattes an einem längeren Hebelarm wirkt, so kann man mit Sicherheit aussagen, dass die Gelenke im Schlafe straffer sind, als im Wachen«[4]). Wird von einem Blattkissen die untere Wulsthälfte weggeschnitten, so neigt sich zwar der Blattstiel stark nach unten (wobei die Unterseite des operirten Wulstes concav wird, abweichend von dem Verhalten derselben bei Eintritt der Nachtstellung des unverletzten Wulstes), wird die obere Hälfte des Wulstes entfernt, so richtet er sich steil auf. Aber auch noch nach der Operation zeigt er den Wechsel von Tag- und Nachtstellung; nur sind die Bewegungen, mittelst deren er aus der einen in die andere übergeht, von kleinerer Amplitude. Dies beruht auf dem Vorhandensein einer nicht unbeträchtlichen Spannung zwischen der Epidermis und dem expansiven Schwellgewebe der übrig gelassenen Wulsthälfte. Das Expansionsstreben des letzteren ist in der oberen Hälfte des Blattkissens zur Nachtzeit grosser, als zur Tageszeit; die Epidermis wird während der Nacht stärker gedehnt, die Oberseite des halbirten Blattkissens wird mehr convex. In der unteren Hälfte wird während der

1) Brücke in Joh. Müller's Archiv 1848, p. 451. 2) Derselbe a. a. O. p. 451.
3) Derselbe a. a. O. p. 441. 4) Derselbe a. a. O. p. 452.

Nachtzeit das Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes geringer als während des Tages. Die Elasticität der Epidermis wirkt während der Nacht in höherem Maasse; die Unterseite der Blattkissenhälfte wird kürzer; ihre Concavität wächst[1]). »Dass man den Zustand der Verkürzung, in welchem sich die untere Wulsthälfte während des Schlafes befindet, nicht mit ihrer (auf Reizung eintretenden vollständigen) Erschlaffung verwechseln darf, dafür habe ich noch folgenden schlagenden Beweis gehabt. Ich hatte unter den Blattstielen, deren Gang ich beobachten wollte, kleine Kreistheilungen auf Elfenbeinplättchen angebracht, über denen der Blattstiel sich bewegte. Ein Blattstiel, an dem ich die obere Wulsthälfte weggenommen hatte, bewegte sich in horizontaler Richtung äusserst nahe über seiner Theilung, aber doch so, dass er sie nirgends berührte. Reizte ich den Wulst dieses Blattstiels am Tage, so machte er eine kleine rückgängige Bewegung und fiel dabei auf die Theilung, während er bei seinem viel weiteren Wege, den er jeden Abend zurücklegte, um in die Nachtstellung zu gelangen, frei über derselben hinschwebte.«[2]). Diese Beobachtungen Brücke's der periodischen Bewegungen von Blattkissen, deren eine Längshälfte abgetragen wurde, könnte an sich betrachtet zu der Vermuthung führen, dass eine periodische Steigerung der Elasticität der passiv gedehnten Epidermis der oberen Gelenkhälfte die Tagesstellung, eine eben solche Steigerung der Elasticität der Epidermis der unteren Gelenkhälfte die Nachtstellung herbeiführe. Diese Unterstellung muss aber von der Hand gewiesen werden: denn eine solche Wechselschwankung des Elasticitätszustandes der oberen und unteren Epidermis des Gelenkpolsters würde die Straffheit des ganzen Organs nicht ändern: die Zunahme dieser Straffheit während der Nachtstellung kann nur aus der Steigerung der Spannung zwischen den einander entgegen wirkenden beiden Schwellgeweben sich ergeben. Es ist völlig undenkbar, dass bei der Nachtstellung die Elasticität der oberen Epidermis in weit geringerem Maasse abnähme, als die der unteren wüchse, und dass so, bei gleichbleibender Expansion der Schwellgewebe, die Incurvation des Organs unter Zunahme seiner Straffheit erfolge. Denn wäre dem so, so müsste ein Gelenkpolster, dessen obere Längshälfte abgetragen ist, bei Eintritt der Nachtstellung viel beträchtlicher sich nach abwärts krümmen; es müsste der von ihm getragene Blattstiel einen viel spitzeren Winkel mit dem Stamme machen, als bei einem unverletzten Bewegungsorgane. Aber dieser Winkel bleibt an so operirten Blattstielen ein stumpfer. — Zu dem gleichen Schlusse führt auch die Untersuchung dünner Längsdurchschnitte der Bewegungsorgane. Werden solche Durchschnitte, die an der einen Aussenkante etwas dicker sind als an der anderen, in Wasser gebracht, so sind zwar die Schwellgewebe zu beiden Seiten des Organs bestrebt, Wasser aufzunehmen. Das massenhaftere der dickeren Längshälfte des Schnitts aber entwickelt bei der daraus folgenden Ausdehnung eine grössere Kraft, als das gegenüberstehende; dieses wird durch die Expansion des ersteren comprimirt, seine Zellräume und sein Umfang werden verkleinert[3]). Dass die Expansion in Folge der Wasseraufnahme auch hier ihren Sitz wesentlich in den Zellwänden hat, ergiebt sich aus der Beobachtung, dass Durchschnitte der Bewegungsorgane von Phaseolus vulgaris und von Oxalis tetraphylla, deren Durchmesser senkrecht auf die Fläche weniger als den mittleren einer Zelle beträgt, bei denen also alle Zellhöhlen geöffnet sind, ihre expansiven Gewebe ausdehnen, wenn sie in Wasser gebracht werden, und diese Gewebe zusammenziehen, wenn man sie dann in Zuckersyrup legt[4]).

Alle reizbaren Pflanzenorgane, welche ich in Beziehung auf die Straffheit ihrer Bewegungsorgane bei der Tag- und Nachtstellung untersucht, gaben ähnliche Resultate. An Blättchen von Oxalis Acetosella, deren Enden mittelst durchgezogener Schleifchen feinen Platindrahts von 0,01—0,02 Gr. Gewicht beschwert waren, beobachtete ich die Differenz von α und α', diese Ausdrücke in dem S. 328 dargelegten Sinne gebraucht, während der Tagstellung zu 28—45°, während der Nachtstellung zu 3—10°. An nicht belasteten Blättern der Oxalis lasiandra bestimmte ich dieselbe Differenz für die Tagstellung zu 18—29°, für die Nachtstellung zu 1—5°. Auch manche nicht sensitive Pflanzentheile, welche periodische Bewegungen besitzen, zeigen in der Nacht-

1) Brücke a. a. O. 2) Derselbe a. a. O. p. 453. 3) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 790.
4) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859, p. 195 und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 256.

stellung grössere Steifigkeit der Bewegungsorgane. Bei den Blättern der Malva silvestris z. B. deren Stiele mit dem Stängel in der Tagstellung einen Winkel von 30—40°, in der Nachtstellung einen Winkel von 12—15° bilden, ist die Differenz von α und α' während der ersteren 10—12°, während der zweiten 3—4°. Dieselbe Differenz ist für Blättchen von Trifolium pratense in der wagrechten Tagstellung 10—15°, in der aufgerichteten Nachtstellung 2—3°. Dies ist aber nicht durchgehends der Fall. Die Polster der Haupthlattstiele von Phaseolus vulgaris zeigen keine constanten Unterschiede der Straffheit bei der Tag- und der Nachtstellung[1]. Die Bewegungsorgane der Blätter von Impatiens noli me tangere fand ich in der gesenkten Nachtstellung im Ganzen erschlafft (α und α' bei Tagstellung 15—28°, bei Nachtstellung 27—31°). Es liegt auf der Hand, dass hier bei dem Uebergange der Tages- in die Nachtstellung die Zunahme der Expansion des Schwellgewebes der einen Längshälfte des Bewegungsorgans von einer annähernd gleichen Abnahme der Expansion in der anderen Hälfte begleitet ist; und umgekehrt bei dem Uebergange aus der Nacht- in die Tagstellung.

Schwankungen der Temperatur zwischen den Gränzen, innerhalb deren lebhafte Vegetation möglich ist, üben keinen bedingenden Einfluss auf die periodischen Bewegungen von Pflanzentheilen, die mit verschiedener Tag- und Nachtstellung begabt sind. Das Gleiche gilt von Aenderungen des Wassergehalts des umgebenden Mittels. Schlaf und Wachen von Oxalis, von Mimosa pudica treten auch bei gleichbleibender Temperatur ein, bei Einwirkung des Tageslichts sowohl als bei völligem Ausschluss desselben (bei einer Reihe von mir angestellter Beobachtungen z. B. binnen 48 Stunden zweimal, während die Temperatur des dunkeln Raumes, in welchem die Versuchspflanzen sich befanden, nur zwischen + 16,6 und 16,8° C. oscillirte). Die Blätter einer Oxalis tetraphylla, welche nach Ueberdeckung mit einem Blechgefässe Nachtstellung angenommen hatten, wurden in dieser Stellung nicht geändert, weder wenn der Deckel des übergestürzten Gefässes mit heissem Wasser erwärmt, noch wenn er abgekühlt wurde[2]. — Oxalis und Phaseolus vollziehen den Wechsel der Tag- und Nachtstellung ihrer Blätter ebenso gut in trockener und in dampfgesättigter Luft wie nach völligem Untertauchen unter Wasser, unter letzteren Verhältnissen mehrere Tage lang[3].

Um so beträchtlicher ist der Einfluss des Lichtes auf die periodischen Aenderungen des Spannungszustands der Schwellgewebe der Bewegungsorgane. Entziehung des Tageslichtes führt binnen kurzer Zeit die Tages- in die Nachtstellung über, auch bei nicht sensitiven Pflanzen, z. B. bei Phaseolus. Pflanzen, deren Organe durch Verweilen in Finsterniss Nachtstellung angenommen hatten, gehen zu Tageszeiten, während deren sie normaler Weise Nachtstellung einhalten, in Tagstellung über, wenn dem Sonnenlichte dann Zutritt zu ihnen gegeben wird. Pflanzen von Oxalis corniculata z. B., welche ich Nachmittag 2½ Uhr bei Tagstellung ihrer Blätter mit einem Blechkasten überdeckte, waren nach ¼ St. in der Nachtstellung. In dieser verharrten sie noch Abends 7¼ Uhr. Als sie jetzt noch den Strahlen der untergehenden Sonne ausgesetzt wurden, richteten ihre Blättchen sich zur Tagesstellung auf, während neben ihnen stehende, den Tag über unbedeckt gewesene Pflanzen derselben Art Nachtstellung annahmen. Jene spät in die Tagstellung eingetretenen Blättchen erhielten erst 8¾ Uhr die Nachtstellung. Bei dieser Beeinflussung der periodischen Bewegungen durch das Licht verhalten die verschiedenen Strahlen des Spectrum sich different: die rothen sind

1) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 802. 2) Derselbe in Bot. Zeit. 1857, p. 812.
3) Sachs, ebendas. p. 810.

Digitized by Google

unwirksam, die brechbarsten von intensivster Wirkung[1]). — Der Wechsel von Tag- und Nachtstellung tritt jedoch auch in gleichmässiger Finsterniss, auch in gleichmässiger (künstlicher Beleuchtung) ein. Aber die Perioden des Schlafes und Wachens werden dann unregelmässig[2]), im Allgemeinen kürzer, und sie verlaufen an verschiedenen Organen (Blättern) einer und derselben Pflanze nicht mehr in übereinstimmenden Zeitabschnitten. Der Wechsel von Licht und Dunkelheit wirkt somit nicht als bedingende Ursache der periodischen Richtungsänderungen der Pflanzen, welche Schlaf und Wachen zeigen. Wohl aber regulirt er die Eintrittszeit des Wechsels der Spannungszustände der Schwellgewebe; eines Wechsels, welcher ohne den Einfluss der Beleuchtung und der Lichtentziehung zwar auch eintritt, dann aber in verschieden langen Fristen, deren Umgränzung von zur Zeit unbekannten Ursachen abhängt.

Mimosa pudica hat in dauernder künstlicher Beleuchtung durch mehrere Argand'sche Lampen abwechselnde Perioden von Schlaf und Wachen, wie im gewöhnlichen Zustande; doch sind diese Perioden um $1\frac{1}{2}$—2 Stunden kürzer als gewöhnlich; — ebenso in constanter Dunkelheit, bei grosser Unregelmässigkeit der Perioden[3]). Wiederholung derartiger Versuche mit sehr verschiedenen Pflanzen, insbesondere das Einbringen in einen dauernd dunklen Raum, giebt stets das gleiche Resultat: so Oxalis, Phaseolus, Keimpflanzen von Stellaria media[4]).

Weit deutlicher noch tritt die Unabhängigkeit des Wechsels der Zu- und Abnahme der Spannung innerhalb bestimmter Schwellgewebe von äusseren Einwirkungen an solchen Organen hervor, deren periodische Bewegungen durch sehr kurze Pausen der Ruhe unterbrochen werden. Die pendelartigen Hin- und Herbewegungen solcher Organe gehen vor sich unter gleich bleibenden äusseren Umständen, und werden durch Aenderungen derselben, welche nicht die Intensität des Vegetationsprocesses wesentlich herabstimmen, nur wenig afficirt.

Hieher gehören vor Allem die beweglicheren Oscillatorineen (vgl. S. 320). Es sind nur wenige höher organisirte Pflanzen bekannt, an denen Organe ähnlicher Beweglichkeit beobachtet sind: die Blättchen einiger Hedysareen, wie Desmodium gyrans DC., cuspidatum Loud., laevigatum DC., Lourea vespertilionis Desc., die Lippe der Blüthen der Orchidee Megaclinium falcatum.

Die Blätter des Desmodium gyrans sind aus einem grossen Endblättchen und zwei weit kleineren Seitenblättchen zusammengesetzt. Die Pflanze erfordert zu vollem Gedeihen eine Temperatur von mindestens 25° C.; bei minder hoher Temperatur kommen die Bewegungen der Blättchen nur unvollständig zu Stande. Die Bewegungen werden bewirkt durch Aenderungen der Formen und Richtungen von Bewegungsorganen, etwa 2 M.M. langen Stücken der Blattstiele, deren Bau im Wesentlichen mit demjenigen der Bewegungsorgane der Mimosa pudica übereinstimmt[5]). Die Periodicität derjenigen der Endblättchen ist eine beiläufig 12stündige: sie erheben sich 4—5 Uhr Morgens aus der gesenkten Nachtstellung, in welche sie 4—5 Uhr Nachmittags zurückkehren; die Hebung wird auch in tiefer Finsterniss[6]), die Senkung auch im directen Sonnenlicht vollzogen. Die Bewegungen sind von ungewöhnlich grosser Amplitude, — das in der

1) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 812.
2) De Candolle, Physiol. vég. 2, p. 861, deutsch v. Röper, p. 639.
3) De Candolle a. a. O.
4) Vergl. u. A.: Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 814.
5) Dutrochet Mém. 1, p. 568. — Meyen's ganz richtige Gegenbemerkungen, Pflanzenphysiol. 3, p. 560, beziehen sich auf den untergeordneten und nicht ins Gewicht fallenden Umstand abweichender Anordnung der Elementarorgane im axilen Gefässbündelstrange.
6) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 356.

Digitized by Google

Nachtstellung der Stängelachse parallele Endblatt erhebt sich in der Tagesstellung zu einem Winkel von bis 150° mit derselben. In der Nachtstellung ist das Bewegungsorgan viel straffer als in der Tagesstellung: in letzterer lässt sich das Gelenk leicht beugen; in ersterer können die Blättchen nicht ohne Verletzung gewaltsam aufgehoben werden[1]). Mässige Modificationen der Lichtintensität bringen beträchtliche Aenderungen der Tagstellung hervor: tritt z. B. eine Wolke vor die Sonne, so senken sich die Blättchen[2]). Insoweit stimmen die Bewegungen der Endblättchen mit dem gemeinen Wechsel von Tag- und Nachtstellung wesentlich überein. Nach Angabe mehrerer Beobachter zeigen diese Blättchen in höchster Tagstellung und bei sehr hoher Temperatur auch »eine zitternde, oft stark schlagende Bewegung«[3]). Sie ist mir noch nicht vorgekommen. Um so leichter ist die rasche Bewegung der seitlichen Blättchen zu beobachten. Ueberschreitet die Temperatur + 25° C., so beschreiben diese mit ihren Spitzen Ellipsen, deren grosse Achsen parallel oder beinahe parallel zu der des Hauptblattstiels stehen. Dabei bleibt die Stellung der Flächen der Blättchen zu einer durch ihre Mediane gelegten Ebene die nämliche: die Oberseite ist beständig aufwärts, die Unterseite abwärts gewendet. Die Ellipsen der Bahnen sind sehr eng, wenn die Temperatur 25° C. nicht erheblich übersteigt. Dann scheinen die Blättchen nur pendelartig auf- und abwärts zu schwanken. Wird die Temperatur 30—35° C., so nähern sich die Ellipsen der Kreisform. Unter günstigsten Verhältnissen — bei etwa + 40° C. in wasserdampfgesättigter Luft — wird eine Bahnhälfte in etwa ¾ Minute zurück gelegt. Die Bahnhälfte abwärts wird rascher durchlaufen, als die aufwärts[4]). Die Richtungen der Bahnen der Blättchen eines Paares sind in der Regel gegenläufig und die Hebungen und Senkungen erfolgen alternirend. Das eine hebt sich, während das andere sich senkt[5]). Doch erleidet diese Regel nicht seltene Ausnahmen[6]). Die Bewegungen sind stossweise, wie die des Zeigers einer Uhr; bei höchsten Temperaturen in fast unmerklich kleinen Pausen einander folgend (60 und mehr Rucke in einer Minute[7]), so dass die Bewegung als eine stetige beschrieben worden ist[8]). Aber schon bei 30—28° C. werden die Pausen zwischen den einzelnen stossweisen Bewegungen ziemlich lang, besonders während der Bewegung aufwärts; und nach jeder Erreichung des höchsten Standes der Blättchen tritt eine noch längere Periode der Ruhe ein. — Die Bewegungen gehen Tag und Nacht fort; bei trockner und bei feuchter Witterung: nicht merklich beeinflusst vom Wechsel zwischen Helle und Dunkelheit[9]). — Wird ein Theil des Schwellgewebes des Bewegungsorgans einseitig abgetragen, so krümmt sich das Organ an der verwundeten Stelle stark concav. »Bei Verletzungen des kurzen Blattstiels schlägt sich das Blättchen immer nach der Seite zurück, an welcher die Verletzung statt gefunden hat. War dieselbe unbedeutend, so erholt sich das Blättchen oft schon nach einigen Stunden wieder, und setzt seine Bewegungen in alter Weise, nur nach der Seite der Verletzung hin etwas gestört fort«[10]). Aus dieser Beobachtung ergiebt sich zur Genüge, dass auch hier die Bewegungen auf relativ stärkster Expansion der jeweilig stärkst convexen Kante des Bewegungsorgans beruhen; dass ein periodisches, in den verschiedenen Längsstreifen der Schwellgewebe des Organs successiv fortschreitendes Anwachsen und Abnehmen des Turgor die Bewegung vermittelt. — Leitet man elektrische Ströme mässiger Intensität durch das Bewegungsorgan, so werden die Bewegungen beschleunigt. So bei der Anwendung des constanten Stromes einer einfachen Kette[11]), wenn auch nur wenig; — deutlicher bei Durchleitung der Schläge eines Inductionsapparats. Geschieht die Einwirkung eines schwachen Stromes bei einer niederen Tem-

1) Hufeland in Voigt's Magaz. f. Physik und Naturg. 3.
2) Meyen, Pflanzenphysiol. 3, p. 555.
3) A. v. Humboldt, citirt von Meyen a. a. O. p. 554; Hufeland a. a. O.; Meyen selbst. a. a. O. 4) Treviranus, Physiol. 2, p. 766.
5) Broussonet, Mém. ac. Paris 1784, p. 616. 6) Meyen a. a. O. p. 557.
7) De Candolle, Phys. vég. 2, p. 870, übers. v. Röper, p. 654.
8) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 355. 9) Broussonet a. a. O.
10) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 356.
11) Hufeland a. a. O.; Meyen Pflanzenphys. 3, p. 557.

peratur, bei welcher die gewöhnliche Bewegung der Seitenblättchen bereits aufgehört hat (also bei ungefähr 22° C.), so beginnen jene Blättchen ihre periodischen Bewegungen, und zwar mit einer Regelmässigkeit und Schnelligkeit wie sonst nur bei etwa + 30° C. Ein stärkerer Strom mit ungefähr halb übergeschobener Nebenspirale vermehrte nicht wesentlich die Heftigkeit der Bewegungen[1]). Stärkere Ströme, sowie die Auftragung von Tropfen von Aether, Chloroform, verdünnter Mineralsäuren auf das Bewegungsorgan vernichten dauernd dessen Beweglichkeit; meist tödten sie dasselbe.

Das Vordertheil des Labellum von Megaclinium falcatum ist eine breit spatelförmige Masse saftreichen Gewebes, welche mittelst eines mässig langen, bandförmigen Stieles am Hintertheil des Labellum befestigt ist. Dieser Stiel, eine straffe federnde Masse aus Schwellgewebe, überzogen von einer hochgespannten Epidermis und durchzogen von drei Gefässbündeln, ist das bewegliche Organ. Wechselnde Expansionen und Erschlaffungen seiner Ober- und Unterseite heben und senken bei einer Temperatur von + 31° C. alternirend das Endstück des Labellum[2]), unabhängig von äusseren Einflüssen.

Es mag noch an manchen Pflanzen Erscheinungen ähnlicher Art geben, die bisher nur wegen der geringeren Schnelligkeit der Bewegungen und wegen der längeren Pausen der Ruhe zwischen denselben übersehen wurden. Einen Uebergang von den Gewächsen mit Nacht- und Tagstellung der Blätter, zu denen mit Bewegungen kurzer Periodicität bietet u. A. der gemeine Klee: man sieht öfters die Blättchen von Trifolium pratense im hellsten Sonnenschein wiederholt vorübergehend, auf stundenlange Fristen, die aufgerichtete Nachtstellung annehmen[3]).

Blattorgane der Blüthen phanerogamer Gewächse zeigen in vielen Fällen eine bei Beginn des Aufblühens plötzlich eintretende rasche Steigerung des Ausdehnungsstrebens bestimmter Schwellgewebe, vermöge deren das Beharrungsvermögen passiv gedehnter Gewebmassen oder die Expansion antagonistisch wirkender Schwellgewebe überwunden, und bedeutende Aenderungen von Form und Richtung der Blüthenblätter herbeigeführt werden. Diese Steigerung ist eine vorübergehende; das Gewebe, dessen Expansion zunahm, erschlafft wieder nach bestimmter kurzer Zeit, und die der vorausgegangenen Bewegung und Formenänderung entgegenwirkenden Kräfte stellen einen, dem früheren ähnlichen Zustand wieder her. Die periodische Zunahme des Expansionsstrebens des Schwellgewebes ist aber nur eine einmalige, der Wiederabnahme desselben folgt keine erneute Zunahme; und meistens tritt bald der Tod des Organs ein.

Der Vorgang ist von weiter Verbreitung, wenige Beispiele der beiden möglichen Formen desselben mögen genügen. Die im Knospenzustande gerollte Scheide der Inflorescenz der Aroidee Dieffenbachia Seguina öffnet sich zur Blüthenzeit in Folge einer Steigerung der Expansion der unter der Epidermis der Innenfläche gelegenen Schwellgewebe. Nach etwa dreitägiger Blüthenzeit überwiegt aufs Neue die Expansion der Schwellgewebe der Aussenfläche; die Scheide rollt sich wieder ein, und bleibt fortan straff und fest geschlossen. — Die accessorischen Blattorgane der Blume des Cereus speciosissimus schliessen sich nach dem, nur einige Nachtstunden dauernden, auf einem Anwachsen der Expansion der Schwellgewebe der Innenseite ihrer Basen beruhenden Oeffnungszustande der Blüthe, indem dieses Ausdehnungsstreben wieder abnimmt und die Expansion der Schwellgewebe der Aussenseiten des Grundes der Blätter die Oberhand gewinnt, die zunächst hier noch nicht welkenden Blätter wiederum nach innen biegend. — Noch häufiger sind die auf vorübergehender Steigerung von Expansion be-

1) Kabsch a. a. O. p. 361.

2) Morren, Mém. acad. sc. Bruxelles, 15, 5. Juni. Die Mittheilung ist höchst unvollständig; nicht einmal die Schnelligkeit der Bewegung ist angegeben. Die Pflanze scheint selten geworden und aus den Handelsgärten verschwunden. Ich sah sie nicht lebend.

3) Sachs, mündlich.

Digitized by Google

stimmter Schwellgewebe beruhenden Bewegungserscheinungen und Formänderungen durch die Verbindung dieser Schwellgewebe mit passiv gedehnten elastischen Geweben vermittelt: die Blattorgane nehmen die Form wieder an, welche sie vor dem Eintritt jener Steigerung hatten, indem die Expansion überhaupt tief sinkt, die Organe ihren Turgor fast vollständig verlieren. So die Corollen von Malvaceen, Convolvulaceen u. s. w., welche nach dem Verblühen in die gerollte Knospenlage zurück kehren.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass viele, den eben besprochenen äusserlich ähnliche einmalige Formen- und Richtungsänderungen ausgebildeter pflanzlicher Organe zu einer ganz andere Classe von Aenderungen der Spannungsdifferenzen der Gewebe gehören: sie beruhen auf Zunahme der Elasticität passiv gedehnter Gewebe, welche vermittelt wird durch Vermehrung der Masse der passiv gedehnten Zellwände: sowohl durch Dickenwachsthum bereits vorhandener passiv gedehnter Wände, als auch durch Eintritt des Zustands gesteigerter Elasticität in zuvor dehnbareren Zellenwänden und durch die Verdickung derselben. Hieher ist vor Allem die spontane Einrollung ausgewachsener Ranken zu zählen, die keine umschlingbare Stütze gefunden haben, sowie der zeitiger eintretenden Rollung der freien basilaren Stücke derjenigen, welche sich irgendwie fest rankten. Sie ist begleitet und zweifelsohne vermittelt von einer Zunahme der Wanddicke und der Zahl der dickwandigen, passiv gedehnten Zellen des oder der Gefässbündel; sie ist gefolgt von einer beträchtlichen Zunahme der Festigkeit und Steifigkeit der Ranke; und sie geschieht, ohne dass eine merkliche Verlängerung der convex werdenden Kante statt fände. — Ferner viele Torsionen saftreicher Stängel, Früchte u. s. w.

Eine Periodicität der Zunahme und Abnahme des Expansionsstrebens der Membranen von Schwellgeweben tritt in grösster Ausdehnung hervor in den täglichen Schwankungen der Spannung und der Ausflussmengen des Saftes von Gefässpflanzen, welche dem Einflusse von Aenderungen der Temperatur und des Feuchtigkeitsgrades der Luft und des Bodens völlig entzogen sind. — In allen Gefässpflanzen, deren Verdunstung gehemmt wird, während ihre Wurzeln reichlich wässerige Flüssigkeit aus dem Boden aufzunehmen vermögen, tritt früher oder später ein Zustand der Saftfülle ein. Wird dann die Pflanze bis auf die grösseren Gefässbündel oder das Holz verwundet, so fliesst Saft aus: eine wässerige Lösung theils organischer, theils anorganischer Substanzen, von grosser Verdünnung. Unter Umständen wird er auch aus unverletzten oberirdischen Theilen ausgeschieden. Dieser Saft steht unter einem hohen Drucke, der weit den Effect übertrifft, welchen die endosmotische Spannung von Lösungen annähernd gleicher Concentration in gewöhnlichen Endosmometern zu erreichen vermag (vgl. S. 273). Die Erklärung des Vorhandenseins dieser Spannung des Saftes der lebenden Pflanze ergiebt sich aus dem Zusammenwirken der Spannung der Häute der Schwellgewebe mit der Endosmose des flüssigen Zelleninhalts. Die Membranen der Schwellgewebe des Pflanzeninneren lagern Wassertheilchen ein, die sie theils der sie umhüllenden, passiv gedehnten Zellgewebmasse entnehmen, deren freie Aussenwände, soweit sie dem Wurzelsystem der Pflanze angehören, mit dem Boden in directer Berührung stehen und aus der Feuchtigkeit desselben das an die Membranen der inneren und oberen Theile der Pflanze übergebene Imbibitionswasser ersetzen; — theils auch dem flüssigen Zelleninhalt entziehen, dadurch dessen Concentration steigernd. Die Membranen der Schwellgewebe vermehren durch die Aufnahme von Imbibitionswasser ihr Volumen. Da ihrer freien Expansion durch die umhüllenden passiv gedehnten Gewebe Widerstand geleistet wird, so üben sie auf die Zellflüssigkeit des Pflanzeninneren einen Druck, vermöge dessen ein Theil dieser an den Stellen geringsten Widerstandes durch die

Zellhäute hindurch filtrirt; — in den Gefässen sich häuft, welche bei rascher Verdunstung der Pflanze mit Luft erfüllt sind, oder an bestimmten Stellen der Aussenfläche in Form von Tropfen ausgeschieden wird (Blattspitzen von Gräsern, Aroïdeen bei Ausschluss oder Verminderung der Verdunstung). Die an Concentration wachsenden Inhaltsflüssigkeiten der Zellen sind bestrebt, so lange neues Wasser von aussen an sich zu ziehen, als dies der auf sie wirkende Druck der sich expandirenden Membranen ihnen gestattet; — so steigt die Spannung der eingeschlossenen Flüssigkeit bis zu dem Grade, auf welchem die Filtration der gepressten Zellflüssigkeit aus peripherischen Membranen der mit Wasser in Berührung stehenden Pflanzentheile (der Wurzeln) nach Aussen der endosmotischen Wasseranziehung durch den Zelleninhalt wie der capillaren (molecularen) Anziehung durch diese Zellwände vollständig das Gleichgewicht hält. Es wird ein Maximum der Spannung der Zellsäfte erreicht, welches sich durch den Druck des aus Wunden der Pflanze austretenden Saftes, oder durch die Menge des in einem gegebenen Zeitabschnitte ausfliessenden Saftes bemessen lässt.

Werden Lösungen der endosmotisch wirksamsten Substanzen, wie Eiweiss, arabisches Gummi, in Concentrationen, welche diejenigen der aus Pflanzen ausfliessenden Säfte weit übersteigen, in geschlossene Hohlräume mit permeablen Wänden eingeschlossen, und diese Hohlräume mit grosser Wassermenge in Berührung gebracht, so erreicht die Spannung jener Lösungen zwar eine Höhe, welche der an den Säften lebender Pflanzen beobachteten einigermaassen sich nähert. Die Concentration der an den Stellen geringsten Widerstands aus den geschlossenen Hohlräumen hervor filtrirenden Flüssigkeit übersteigt aber so weit diejenige des von lebenden Pflanzen ausgeschiedenen Saftes, dass ein Vergleich ganz ausser Frage ist. — Dagegen erhält man aus solchen Hohlräumen Ausscheidung von Filtraten sehr geringer Concentration, die jedoch unter erheblichem Drucke stehen, wenn in die Hohlräume mit permeablen Membranen ausser einer sehr diluirten Lösung einer endosmotisch wirksamen Substanz ein quellungsfähiger, nicht löslicher Körper gebracht wird[1]). Ein Beispiel: eine Uförmige Glasröhre wurde mit 7,521 Gr. lufttrockenem Traganthgummi und 37,364 Gr. einer halbprocentigen Lösung von arabischem Gummi in destillirtem Wasser gefüllt. Die eine der beiden, 182 Quadr. M.M. grossen Oeffnungen der URöhre wurde einfach, die andere 8fach mit Reispapier (zwischen die Reispapierplatten war destillirtes Wasser eingeschaltet) verbunden. Jenes Ende wurde an einen mit Quecksilber gefüllten Manometer gesetzt, dieses in Wasser getaucht. Binnen 7 Tagen wurden in den Manometer hinein 2457 Cub.M.M. Flüssigkeit von 0,044 pCt. Concentration ausgeschieden, welche das Quecksilber 94 M.M. hoch hob[2]). Bei Anwendung blosser Gummilösung wurden ähnliche Druckhöhen in ähnlichen Zeitfristen nur dann erreicht, wenn der Gehalt der Lösung an Gummi mehr als 5 pCt. betrug[3]).

Wenn nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes zwischen Wasseraufnahme durch Imbibition der Membranen und Endosmose der Zellflüssigkeiten des Pflanzeninneren einerseits, und dem Austritt durch Filtration eines Theiles jener Flüssigkeit aus den freien Aussenwänden der Pflanze andererseits — wenn nach Erreichung dieses Gleichgewichts die Capacität für Wasser (das Quellungsvermögen) der Membranen der Schwellgewebe des Pflanzeninneren abnimmt, so müssen diese Membranen einen Theil ihres Imbibitionswassers an den flüssigen Zelleninhalt abgeben. Dadurch wird dieser diluirter, filtrationsfähiger; es wird eine grössere Menge von Flüssigkeit aus den Wurzeln der Pflanze durch Filtration ausgeschieden, und damit sinkt nothwendig die Spannung der eingeschlossen

1) Hofmeister in Flora 1858, p. 12; 1862, p. 149.
2) Hofmeister in Flora 1862, p. 149. 3) Derselbe a. a. O. p. 147.

Digitized by Google

bleibenden Flüssigkeit. Es stellt sich ein neuer Zustand des Gleichgewichts zwischen jenen Kräften her; ein Zustand der einem geringeren Drucke der Flüssigkeit im Inneren der Pflanze entspricht. Wenn dagegen die Imbibitionsfähigkeit der Membranen der innern Schwellgewebe sich steigert, wenn sie den Zellflüssigkeiten und den umhüllenden Zellmembranen aufs Neue Wasser entziehen, so steigt die Concentration, der endosmotische Effect, und somit endlich auch der Druck, unter welchem die in inneren Höhlungen (Zellräumen, Gefässen, Intercellularräumen) der Pflanze befindliche Flüssigkeit steht. Mit der Abnahme der Spannung des Saftes sinkt nothwendig die Menge der aus einer Wunde der Pflanze ausfliessenden Flüssigkeit; mit der Zunahme jener Spannung steigt diese Quantität.

Lebende Pflanzen, welche den durch vorhergegangene Verdunstung erlittenen Verlust an Saft durch Aufnahme neuen Wassers hinlänglich ersetzt haben, zeigen ganz allgemein eine tägliche Periodicität der Spannung des Saftes, wie der Ausflussmengen desselben. Diese Periodicität ist unabhängig von Aenderungen der Beleuchtung und der Temperatur. Sie tritt hervor auch bei gleich bleibender Feuchtigkeit des Bodens: bei vollkommener Sättigung festen Bodens mit Wasser, sowie an Versuchspflanzen, deren Wurzeln in Wasser sich entwickelt haben. Setzt man dem nahe über dem Boden durchschnittenen Stammstumpf einer Gefässpflanze einen Manometer mittelst eines Kautschukschlauches auf, der bis auf den Boden reicht, so ist durch die Bedeckung aller Theile des Versuchsobjects mit undurchsichtiger Substanz der Einfluss des Lichts völlig ausgeschlossen. Ist dann durch die Menge des hervorquellenden Saftes ein gleiches Volumen Quecksilber in den äusseren Schenkel des Manometer empor getrieben werden, welches eine Säule von derjenigen Höhe darstellt, die dem wirklichen Drucke des aus der Schnittfläche hervorquellenden Saftes entspricht (man kann durch Aufgiessen von Quecksilber in den äusseren Schenkel den Eintritt dieses Gleichgewichtszustands beschleunigen [1]), so treten regelmässig periodische Oscillationen des Standes des Quecksilbers ein. Die Quecksilbersäule im äusseren Schenkel des Manometers steigt vom Morgen bis zu den frühen Nachmittagsstunden, zeigt dann öfters ein mässiges Sinken, Abends nochmals ein geringes Steigen, und sinkt während der Nacht auf den tiefsten Stand. Häufig jedoch tritt das nachmittägliche Sinken der Quecksilbersäule nicht hervor, sie steigt fortwährend, aber nicht stetig, in den Morgenstunden rasch, Nachmittags langsam bis zum Abend und fällt nur während der Nacht [2]). Die Grösse der täglichen Schwankung ist specifisch wie individuell sehr verschieden: z. B. bei Phaseolus multiflorus 10—22 M.M. Quecksilber, bei Urtica urens 8—12 M.M., bei Vitis vinifera bis gegen 100 M.M. [3]).

Eine ganz ähnliche Periodicität besteht in den Mengen des Saftes, welcher während einer Zeiteinheit zu verschiedenen Tagesstunden aus dem Stumpfe eines dicht über der Wurzel durchschnittenen Stammes ausgeschieden wird. Wird einem solchen Stumpfe mittelst eines bis an den Boden reichenden Kautschukverbandes eine gebogene, mit destillirtem Wasser gefüllte Glasröhre aufgesetzt, deren freies, zu einer Spitze ausgezogenes Ende in ein graduirtes, enges cylindrisches Glasgefäss reicht, so wird bei jedem Hervortreten von Saft aus der Schnittfläche ein gleiches Volumen von Flüssigkeit aus der Röhre gedrängt. Diese Flüssigkeit

1) Vergl. Hofmeister in Flora 1862, p. 113. 2) Derselbe a. a. O. p. 114.
3) Tabellen im Anhang zur Flora 1862.

Digitized by Google

fällt tropfenweis in das graduirte Gefäss; und ihr Volumen kann an dem Stande des Flüssigkeitsspiegels in derselben direct abgelesen werden. Die Menge des Saftausflusses, während der späteren Nachmittag-, der Abend- und Nachtstunden gering, steigt plötzlich nach Sonnenaufgang; erreicht das tägliche Maximum in den Stunden zwischen 7½ Vormittags und 2 Nachmittags, bald früher, bald später, und sinkt von da langsam bis zum nächsten Morgen. Das Verhältniss der Maxima des Saftausflusses pr. Stunde zu dem der Minima ist nicht selten = 4:1. Nur an einzelnen Versuchspflanzen, und auch an diesen nur unstät (nicht an jedem Tage sich wiederholend) macht ein zweites geringes Zunehmen des Saftausflusses während der Abendstunden sich bemerklich. — Alle diese Schwankungen treten auch ein bei gleichbleibender Bodentemperatur. Das Wachsen der Spannung und der Ausflussmenge erfolgt in wassergesättigtem Boden nicht selten während einer Abnahme der Bodenwärme, sowie das Sinken jener beiden während einer Zunahme der letzteren[1]).

Diese Erscheinungen sind festgestellt an Pflanzen der verschiedensten Formenkreise, der verschiedensten anatomischen Structur der Stamm- und Wurzelorgane. Einige Beispiele: Papaver somniferum, Digitalis lutea, Vitis vinifera, Atriplex hortensis, Amaranthus tristis, Pisum sativum, Phaseolus vulgaris und multiflorus, Urtica urens, Morus alba, Chrysanthemum coronarium, Helianthus annuus, Solanum tuberosum, Cucurbita Pepo, Zea Mays[2]). Es liegt kein Grund vor zu vermuthen, dass sie nicht ganz allgemein den Gefässpflanzen zukommen.

Ganz analoge Resultate ergab die Messung der in der Zeiteinheit ausgeschiedenen Mengen von Flüssigkeit, die von den Blattspitzen grossblättriger Aroïdeen (Caladium, Colocasia etc.) abtropft, wenn dieselben in constanter Dunkelheit und in mit Wasserdampf gesättigten Räumen gehalten werden. Die Ausflussmenge ist auch hier in den Vormittagsstunden am grössten, in den Abendstunden gering, gegen Morgen allmälig zunehmend[3]).

So bestehen in weitestem Umfange periodische, von äusseren Einwirkungen direct nicht beeinflusste Schwankungen der Capacität lebender Zellmembranen zur Imbibition von Wasser; Schwankungen die in der Zu- und Abnahme des Expansionsstrebens, beziehendlich der Dehnbarkeit der von Wasser durchtränkten Membranen sich äussern, und die den Schwankungen des Imbibitionsvermögens für Wasser des Protoplasma wesentlich ähnlich, zunächst aber dadurch von ihnen verschieden sind, dass die Perioden, nach deren Verlauf Zu- und Abnahme wechseln, von längerer Dauer, und dass Steigen oder Sinken des Expansionsstrebens meist durch längere Pausen der Ruhe von einander getrennt sind.

---

1) Hofmeister a. a. O. p. 106.

2) Hofmeister in Flora 1858, p. 8 und 1862, Anhang.

3) Zahlreiche übereinstimmende Beobachtungen, auf welche diese Angaben sich gründen, wurden im Sommer 1865 im heidelberger botan. Garten durch Rosanoff angestellt. — Die Beobachtung der Pflanzen im Lichte und in freier Luft giebt ein ganz umgekehrtes Resultat: das Thränen unterbleibt während des Tages, die gesteigerte Verdunstung erschöpft dann den Wassergehalt der Pflanze. Der Saftausfluss tritt erst zur Nachtzeit ein, und ist bei Thaufall am intensivsten. Vgl. Duchartre in Ann. sc. nat. 4. Sér. 12. p. 232.

Digitized by Google

§ 39.

Verhalten der pflanzlichen Membranen zum polarisirten Lichte.

Alle völlig ausgebildeten, erhärteten vegetabilischen Zellhäute sind nicht einfach lichtbrechend. Jeder durch sie gehende Lichtstrahl gemeinen Lichts wird, theilweise wenigstens, in polarisirtes Licht verwandelt. Diese Polarisation findet statt, sowohl dann, wenn der Lichtstrahl auf die Fläche der Membranen als auch wenn er auf Durchschnitte von Membranen, die perpendiculär zur Ebene derselben geführt sind, in einer Richtung parallel der Membranfläche fällt[1]).

Bei der geringen Masse der Zellmembranen tritt diese ihre Einwirkung auf das durch sie gehende gemeine Licht nur dann hervor, wenn sie mittelst einer Beobachtungsmethode untersucht werden, welche die Beimengung auch einer geringen Zahl von Strahlen polarisirten Lichtes zu einem Strahlenbüschel gemeinen zu erkennen giebt. Es bedarf zur Erkennung der charakteristischen optischen Eigenschaften der Pflanzenmembranen der Anwendung des Polarisationsmikroskopes.

Und zwar eines Polarisationsmikroskops, welches den Gebrauch stärkerer Vergrösserungen, mindestens 300 der Linie, noch gestattet. Der zweckmässigste, dem Mikroskope beizugebende Polarisationsapparat besteht in zwei um die Achse des Mikroskopes drehbaren Nicol'schen Prismen, deren eines, der Polarisator, zwischen Beleuchtungsspiegel und Objecttisch angebracht wird; deren zweites, der Analysator, oberhalb des Objectivs zwischen diesem und dem Ocular, oder auf dem Ocular, seinen Platz erhält. Die Anbringung des Analysators dicht über dem Objectiv, in der Röhre des Mikroskops, erachte ich für die bequemere: sie gewährt die Vortheile eines unbeengten Gesichtsfelds und einer stärkeren Vergrösserung. Da durch Anwendung des Polarisationsapparats die Intensität des Lichtes auf mindestens ein Viertel herabgedrückt wird (abgesehen von dem weiteren Verluste durch Absorption innerhalb der Theile des Apparats), so ist es unerlässlich, sehr intensives Licht zur Untersuchung zu verwenden · am zweckmässigsten wird (nach v. Mohl's Vorschlag) eine Sammellinse kurzer Brennweite oberhalb des Polarisators dicht unter der Oeffnung des Objecttisches angebracht. Die Polarisationsapparate, welche Hartnack seinen Mikroskopen beigiebt, entsprechen allen billigen Anforderungen. Sie gestatten die deutliche Beobachtung im diffusen Tageslichte noch bei 600facher Vergrösserung.

Bringt man einen senkrecht auf die Membran geführten Durchschnitt einer Zellwand unter das Polarisationsmikroskop, dessen Nicol'sche Prismen mit ihren Polarisationsebenen senkrecht zu einander (gekreuzt) stehen, dessen Gesichtsfeld also verdunkelt ist, so erscheint der Membrandurchschnitt in der Farbe des Gesichtsfeldes, also dunkel, wenn die Richtung der Membranfläche mit derjenigen der Polarisationsebene des einen der beiden Nicols zusammenfällt, eine Stellung, welche als orthogonale bezeichnet werden mag; — erhellt und in bestimmten, meist niederen Interferenzfarben (grauweiss) dagegen, wenn jene Richtung gegen die sich kreuzenden Polarisationsebenen geneigt ist; und es ist die Helligkeit eine um so grössere, je stärker die Neigung ist; am höchsten ist sie bei der stärkst möglichen Neigung von 45° gegen die Polarisationsebenen des Nicol'schen Prismen; bei der diagonalen Stellung des Präparats. Der Durchschnitt einer planen, geradlinigen Membran hat im Polarisationsmikroskope zwei um 90° von ein-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 4.

ander entfernte Stellungen grösster Helligkeit, und zwei je um einen halben Quadranten von diesen entfernte Stellungen voller Dunkelheit; die zwischen diesen liegenden Stellungen zeigen gradweise Uebergänge von hell zu dunkel. Der Querdurchschnitt einer cylindrischen oder prismatischen Zelle erscheint demgemäss auf dem dunklen Gesichtsfelde als ein heller Ring, der vier Stellen grösster Helligkeit hat, und von vier Stellen grösster Dunkelheit unterbrochen ist: die Zelle erscheint mit einem dunklen Kreuze bezeichnet, von dessen vier Armen zwei einander opponirte mit der Polarisationsebene des Polarisators, die beiden anderen mit derjenigen des Analysators zusammenfallen; und zwischen dessen Endpunkten vier Stellen grösster Helligkeit liegen. — Optische Durchschnitte von Membranen verhalten sich ebenso, wie durch das Messer hergestellte. Die Umgränzung eines von der Fläche der Membran aus gesehenen Tüpfels (dessen Kanal der Achse des Mikroskops parallel steht) zeigt das nämliche Verhalten, wie ein kreisrunder Durchschnitt einer Zelle: der Tüpfel ist mit dem sogenannten Polarisationskreuze bezeichnet, auch die engsten[1]). Es geht hieraus hervor, dass die moleculare Structur, welche die polarisirende Wirkung der Membrandurchschnitte bedingt, noch auf die Innenwände der Tüpfelkanäle auch in den Fällen sich fortsetzen muss, in welchen direct nicht gesehen werden kann, dass an den Eingängen der Tüpfelkanäle die Lamellen geschichteter Zellhäute umbiegen, und den Tüpfelkanal eine Strecke weit begleiten.

Von der Fläche gesehene Membranen haben zwei in ähnlicher Art zu einander geordnete Stellungen grösster und geringster Helligkeit. In Membranflächen, die eine deutliche Streifung erkennen lassen, ist die Lage grösster Helligkeit diejenige, bei welcher die Streifen (bei Vorhandensein mehrerer Streifensysteme das stärkst ausgebildete) in diagonaler Stellung sich befindet; die Lage geringster Helligkeit diejenige der orthogonalen Stellung der einzigen oder der deutlichst hervortretenden Streifen.

Die pflanzlichen Membranen sind in verschiedenen Graden doppeltbrechend, im Allgemeinen nur in sehr geringem Grade. Dünne Schichten derselben — Durchschnitte von einer so geringen Dicke, wie sie für zur mikroskopischen Beobachtung bestimmte Präparate wünschenswerth ist — zeigen im Polarisationsmikroskope bei Anwendung weissen Lichtes nur die niedersten der Interferenzfarben, welche doppeltbrechenden Körpern im Polarisationsapparate nothwendig zukommen: das Präparat erscheint bei gekreuzter Stellung der Nicols an den Stellen grösster Helligkeit grau, bläulich oder weiss; bei paralleler Stellung derselben in der Lage mindester Helligkeit gelblich bis braunviolet. Farben höherer Ordnung treten nur an wenigen, besonders dicken und dichten Membranen hervor: z. B. an denen der Stammzelle des Dasycladus clavaeformis, vielen Bastzellen, Durchschnitten des Endosperms der Phytelephas macrocarpa. Aus diesem Auftreten von Interferenzfarben ergiebt sich, dass gemeines Licht beim Durchgange durch pflanzliche Membranen (und pflanzliche organisirte Gebilde überhaupt) nicht blos in einer Ebene polarisirt wird (wie etwa bei Polarisation durch einfache Brechung z. B. bei Brechung von gemeinem Lichte durch ein System geneigter unter sich paralleler, mit Luftschichten wechselnder Glasplatten, oder beim Durchgange gemeinen Lichts durch sehr enge Spalten), sondern dass durchfallendes Licht in

1) Schacht, Pflanzenzelle, p. 434.

zwei verschiedenen Ebenen polarisirt wird. Soweit die Beobachtung reicht, stehen diese Ebenen aufeinander senkrecht, wie in doppeltbrechenden Krystallen. — Häufig ist die doppeltbrechende Wirkung pflanzlicher Membranen so gering, dass sie erst dann deutlich hervortritt, wenn zwischen den Polarisator und das Object eine doppeltbrechende Platte in diagonaler Stellung der optischen Achsen eingeschaltet wird, welcher den zur Beleuchtung dienenden Lichtstrahlen eine bestimmte Interferenzfarbe ertheilt.

Zu dem Ende wird gemeinhin eine dünne Platte von Gyps oder Glimmer verwendet, welche man auf die obere Fläche der über dem Polarisator angebrachten Beleuchtungslinse legt. Es ist zweckmässig, sehr dünne Platten zu wählen; solche welche Farben der I. Ordnung, bei gekreuzter Stellung der Nicols Grau, Weiss, Gelb oder Roth geben. Bei diesen niedrigsten Farben wird durch Einbringung eines doppeltbrechenden Körpers gegebener Dicke der Farbenton weit beträchtlicher geändert, als bei Farben höherer Ordnung[1]). Man giebt der Platte diejenige Stellung, in welcher sie die Interferenzfarbe mit höchster Intensität zeigt: eine Stellung, bei welcher selbstvertsändlich die Polarisationsebenen des durch sie doppelt gebrochenen Strahlen mit den Polarisationsebenen der beider Nicols Winkel von 45° bilden.

Wenn die Polarisationsebenen der durch eine pflanzliche Zellmembran doppelt gebrochenen beiderlei, ordinären und extraordinären Strahlen parallel stehen mit der Polarisationsebene der gleichnamigen, durch die doppeltbrechende Krystallplatte gegangenen Lichtstrahlen, so wirkt das im Polarisationsmikroskope betrachtete Object ähnlich wie eine örtliche Verdickung jener Platte. Die Interferenzfarben der Strahlen, zu welchen im Analysator die mit einer Phasendifferenz durch die doppeltbrechende Platte und die Membran gegangenen zweierlei Lichtstrahlen zerlegt werden, erscheinen dann in der Skala der Farbentöne der Newton'schen Ringe erhöht; es treten Farben einer höheren Ordnung auf, Additionsfarben. Stehen dagegen die Polarisationsebenen des Objects (der Zellmembran) senkrecht zu den gleichnamigen Polarisationsebenen der doppeltbrechenden Platte, fällt die Polarisationsebene des extraordinären Strahls in der Zellmembran zusammen mit der des ordinären in der doppeltbrechenden Platte, und umgekehrt, so wirkt das Object so, als ob eine örtliche Verdünnung oder Unterbrechung der doppeltbrechenden Platte vorhanden wäre: das Object erscheint in Subtractionsfarben. Wird z. B. in das Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskop, welches bei orthogonaler gekreuzter Stellung der Nicols durch Einschaltung einer Gypsplatte gegebener Dicke mit dem Farbentone des Roth I. Ordnung gefärbt ist, der Durchschnitt senkrecht auf die Fläche einer Zellmembran gebracht, so erscheint diese in jeder orthogonalen Stellung in der Farbe des Gesichtsfeldes: in der einen diagonalen Stellung in der Färbung zu dem Blau II. Ordnung erhöht, in der anderen diagonalen Stellung zum Gelb I. Ordnung erniedrigt.

Die Stellung der Polarisationsebenen der ordinären Strahlen, welche aus senkrecht auf die Membranfläche geführten Durchschnitten pflanzlicher Zellhäute austreten, ist entweder senkrecht zur Membranfläche (beziehendlich zu den Schichten von Membranen von deutlich lamellöser Structur) oder damit parallel. Im erstern Falle ist die Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Membranfläche (beziehendlich Schichtenfläche) parallel, im zweiten zu ihr senkrecht. Jenes gilt (mit seltensten Ausnahmen) von den Membranen der inneren Theile der Pflan-

1) v. Mohl in Poggend. Ann.; Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 3, p. 83.

Digitized by Google

zen und auch von den epidermoïdalen Membranen der meisten complicirt und einfachst gebauten Gewächse, so weit sie nicht cuticularisirt sind: dieses von den cuticularisirten Membranen oder Membranschichten und den nicht cuticularisirten Membranen einiger weniger Meeresalgen aus der Gruppe der Siphoneen. Durchschnitte cuticularisirter und aus Cellulose bestehender Membranen zeigen demgemäss, bei gleicher diagonaler Lage in dem durch eine doppeltbrechende Platte gefärbten Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskops, verschiedenartige, zu einander nahezu complementäre Färbungen[1].

Man bestimmt die Lage der (diagonalen) Polarisationsebenen der ordinären und extraordinären Strahlen der zur Färbung des Gesichtsfelds ins Polarisationsmikroskop (dessen Nicols gekreuzt stehen) eingeschalteten doppelthrechenden Platte bequem durch die Untersuchung eines dünnen keilförmigen Stücks eines Kalkspathkrystalls, welches von einer der Flächen des Krystalls so abgesprengt ist, dass an ihm eine der stumpfen Ecken des Krystalls erkennbar bleibt, welche die Pole der Krystallachse bezeichnen (es ist leicht, von einem grösseren Kalkspath solche Splitter abzutrennen, deren einen man dann zweckmässig in Balsam zwischen Glasplatten fasst). Fällt die Krystallachse mit der einen oder der anderen Polarisationsebene der doppelthrechenden Platte zusammen, so zeigt der Kalkspathsplitter Additions- oder Subtractionsfarben. Da die Polarisationsebene seiner extraordinären Strahlen zur Krystallachse senkrecht steht, die seiner ordinären Strahlen im Hauptschnitte liegt, so folgt, dass diejenige Richtung der Achse des Krystalls, in welcher derselbe in additioneller Färbung erscheint, die Richtung der Polarisationsebene der o r d i n ä r e n Strahlen der doppelthrechenden Platte bezeichnet; die Stellung der Krystallachse, bei welcher der Kalkspathsplitter Subtractionsfarbe zeigt, drückt die Richtung der Polarisationsebenen der extraordinären Strahlen der doppelthrechenden Platte aus. Dem (optisch negativen) Kalkspath übereinstimmend verhalten sich die Cellulosehautdurchschnitte, wenn der Durchmesser senkrecht zur Membranfläche dieser der Krystallachse jenes gleich gestellt wird[2].

Es ergieht aus dem Vorausgeschickten sich von selbst, dass eine Membran, die zum Theil aus Cellulose- zum Theil aus cuticularisirten Schichten besteht, unter den gegebenen Verhältnissen verschiedene Färbung der Cuticula und der Zellhautstoffschicht zeigt. Ein Durchschnitt der freien Aussenfläche der Blattepidermiszellen von Aloë margaritifera z. B. zeigt im Roth I. Ordnung, wenn die Richtung der Membranflächen mit derjenigen der Polarisationsebene der ordinären der doppeltbrechenden Platte zusammenfallen, die Cuticula in blauer (Additions-), die Cellulose in gelber (Subtractions-) Färbung.

Mit den Zellmembranendurchschnitten des Pflanzeninnern stimmen in der Stellung der Polarisationsebene des aordinären Strahls senkrecht zur Membranfläche überein diejenigen der Häute der Embryosäcke und der Keimbläschen — auch die der Ausstülpungen der Embryosäcke von Pedicularis sylvatica, und die in diesen von Wand zu Wand verlaufenden Zellhautstoffbalken; — der Spiralfaserzellen, der verhüllten Orchideenwurzeln[3]; der Zellwände der Stängel und Blätter der Characeen, der Confervaceen, von Oedogonium, Cladophora; und der meisten Zellreihen bildenden und einzelligen Algen und Pilze, auch derjenigen Algen mit gallertartigen Membranen, wie z. B. Bangia[4]), Gloeocapsa, auch die von Vaucherien, Saprolegnien und Diatomeen, der Membranen der Pollenschläuche (von Crocus, Asclepias z. B.). — Der Cuticula gleichartig verhalten sich die Zellmembranen des Korks und Periderms[5]), die Exine von Pollenkörnern (die Wirkung wird mit Sicherheit an zarten Durchschnitten constatirt; meist ist sie schwach, z. B. beim Pollen von Mirabilis Jalapa, Cucurbita Pepo, Astrapaea Wallichii; bei Ersterem in der ganzen Masse der Membran gleichartig (die Intine ist bei der Reife noch nicht erhärtet); die äussere Membran von Sporen höherer Kryptogamen, die Cuticula des Scheitels der Embryosäcke mancher Phanerogamen. Eine auffallende Abweichung von dieser so durch-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 11. 2) Derselbe a. a. O. 3) Derselbe a. a. O. p. 11.
4) v. Mohl, ebendas. 5) Derselbe, ebendas.

Digitized by Google

greifenden Gleichartigkeit bieten die Zellmembranen einiger Meeresalgen dar, der Caulerpen und der Bryopsiden: Caulerpa prolifera, clavifera, juniperina und andere Arten der Gattung, Bryopsis plumosa, Balbisiana u. A. verhalten sich auf Durchschnitten ihrer Zellmembranen senkrecht zur Fläche geradezu umgekehrt: die Polarisationsebene der aus der Cuticula austretenden ordinären Strahlen steht auf der Membranfläche senkrecht, diejenige der aus den Celluloseschichten kommenden gleichen Strahlen diesen Schichten parallel. Die Balken aus Membransubstanz, welche den Zellraum von Caulerpa durchsetzen, verhalten sich der Cellulosemembran gleichartig[1]). Ebenso, wie die Durchschnitte der Zellmembranen von Bryopsis verhalten sich die Wurzelhaare von Characeen[2]), die innern Schichten der Zellwände alten Fichten- und Tannenholzes[3]).

Dieses optische Verhalten der Zellmembranen kann in einigen Fällen durch Aenderung der chemischen Constitution (die von Aenderung der Molecularstructur begleitet ist) in das entgegengesetzte übergeführt werden. Der optische Durchschnitt von Fasern der Schiessbaumwolle zeigt bei diagonaler Lage der Zelle parallel der Polarisationsebene des ordinären Strahls der doppeltbrechenden Platte Additionsfarben (während gemeine Baumwolle Subtractionsfarben giebt); cuticularisirte Zellhautschichten, denen durch Maceration in Aetzkali die mikrochemischen Reactionen der Cellulose ertheilt worden sind, erscheinen bei gleicher Lage im gefärbten Gesichtsfeld des Mikroskops in Subtractionsfarben[4]).

Die Polarisationsebenen der Strahlen, welche aus einer vegetabilischen Zellmembran austreten, die mit ihrer Fläche senkrecht zur Achse des Polarisationsmikroskops liegt, haben für jede Membran eine ganz bestimmte Stellung. In den meisten derjenigen Membranen, welche deutliche Streifung zeigen, ist die Polarisationsebene der ordinären Strahlen senkrecht zur Richtung der Streifung. Doch kommt auch der umgekehrte Fall vor (bei Bryopsis, Chaetomorpha, Valonia). Sind mehrere Streifensysteme vorhanden, so steht jene Ebene meistens senkrecht zur Richtung der stärksten, deutlichst in die Augen fallenden Streifung; selten mit ihr parallel.

In den rechtwinklig-gegittert-gestreiften Zellhäuten vieler Conferven, wie Chladophora glomerata und fracta, ist die der Zellenachse parallele Längsstreifung die hervortretendste. Solche Membranflächen zeigen, gleich dem Längsdurchschnitte der Zellmembran, in dem durch eine doppeltbrechende Platte gefärbten Gesichtsfelde des Mikroskops Subtractionsfarben, wenn die Zellenachse der Polarisationsebene der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte parallel steht; Additionsfarben, wenn jene zu dieser senkrecht ist[5]). Ebenso die Stamm- und Blattzelle von Dasycladus clavaeformis. Bei den Charen und Nitellen dagegen ist die Querstreifung der Zellmembran die hervortretendere[6]). Werden diese Membranen im gefärbten Gesichtsfelde von der Fläche betrachtet, so sind ihre Interferenzfarben complementär zu denen des optischen Längsdurchschnitts der Membran der diagonal liegenden Stammzelle oder Wurzelzelle[7]): die Fläche z. B. bei paralleler Stellung der Achse einer Stammzelle zur Polarisationsebene der

1) v. Mohl, ebendas., p. 12. — Bei der dickeren Cuticula von Bryopsis Balbisiana ist dieses Verhältniss nach v. Mohl besonders augenfällig, bei Caulerpa aber nicht minder auch in der dünnen Cuticula vorhanden. An Bryopsis plumosa (lebenden cultivirten Exemplaren) kann ich keine Cuticula wahrnehmen.

2) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1862, 8. März, p. 199 des Separatabdr. (Nitella flexilis). Ich fand dieselben Verhältnisse bei Chara fragilis.

3) Nägeli, ebendas. — In jüngerem Holze sind diese Schichten wirkungslos; in ganz jungen Holzzellen verhalten sie sich umgekehrt.

4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 12. 5) Derselbe a. a. O. p. 14.

6) So erscheint das schwierig festzustellende Verhältniss mindestens meinem Auge.

7) v. Mohl a. a. O.

Digitized by Google

ordinären Strahlen einer Gypsplatte, welche Roth I. Ordnung giebt, blau II. O., der longitudinale Durchschnitt der Membran gelb I. O. Bei gleicher Stellung einer Wurzelzelle ist der Membrandurchschnitt additionell, die Membranfläche subtractionell gefärbt. — Bei Cladoph. hospita verlauft die Längsstreifung zur Zellenachse steil geneigt: die Zellhautfläche zeigt Subtractionsfarben, wenn die Streifung der Polarisationsebene des ordinären Strahls der Gypsplatte parallel gestellt wird. Die Fläche der Zellmembranen der Valonia utricularis lässt in der Regel die zur Achse der keulenförmigen, gestreckten Zellen rechtwinklige, transversale Streifung am stärksten hervortreten. Stellenweise ist aber die longitudinale, zu jener nahezu senkrechte Streifung stärker ausgeprägt. Die Polarisationsebene der ordinären Strahlen steht gemeinhin der Zellenachse parallel, senkrecht zur transversalen Streifung (so dass die Fläche der Zellhaut dem Durchschnitt derselben entgegengesetzt gefärbt erscheint, wie bei Chara); stellenweise aber ist die Stellung dieser Ebene um beinahe 90° verschieden; die Membranfläche erscheint örtlich in den gleichen Farben, wie der Längsdurchschnitt der Membran. — In den schräggestreiften Membranen gestreckter Zellen von Gefässpflanzen, in Bast-, Holz- und Gefässzellen, ist die Polarisationsebene des senkrecht zur Fläche durch sie gegangenen ordinären Strahls, weil senkrecht zur Streifung, geneigt gegen die Längsachse der Zelle. Die Zellhautfläche erscheint in intensivster Färbung, wenn die (der Anordnung spaltenförmiger Tüpfel, oder derjenigen dünnsten Wandstellen von Spiral- oder Treppenzellen parallele) Streifung diagonal zu den Polarisationsebenen der Nicols steht[1]); — beträgt der Neigungswinkel der Streifung zur Zellenachse 45°, wie z. B. ziemlich regelmässig in den Holzzellen der Taxineen, so geschieht dies bei orthogonaler Stellung der Zelle; ist die Neigung geringer oder grösser, bei einer Stellung der Längsachse der Zelle, die um den Neigungswinkel der Streifung von der Polarisationsebene des Polarisators oder des Analysators divergirt. Der Fläche der grossen Gefässzellen von Iriartea exorhiza z. B., deren Tüpfel und schwach ausgeprägte Streifung in unter einem Winkel von etwa 65° zur Zellenachse ansteigende Schraubenlinien geordnet sind, erscheint im roth I. O. gefärbten Gesichtsfelde blau (Additionsfarbe), wenn bei von rechts oben nach links unten gerichteter Schrägstreifung die Längsachse der Zelle um etwa 25° von der Medianebene des Polarisationsmikroskops nach links zu der Polarisationsebene des aus der doppeltbrechenden Platte austretenden extraordinären Strahls hin divergirt, indem dann die Polarisationsebenen der ordinären Strahlen in Zellhautfläche und Gypsplatte zusammenfallen. In der um 90° davon entfernten Stellung ist die Wandfläche gelb. Aehnlich die Spiralgefässe derselben Palme, und bei anderen Neigungswinkeln zur Zellenachse die Treppenzellen der Gefässbündel von Pteris aquilina u. v. A. Die gleiche Stellung senkrecht (die aordinären) und parallel (die extraordinären) zu den minder quellenden schraubenlinigen Bändern, haben die Polarisationsebenen der Strahlen, welche durch die Flächen der aufquellenden Epidermiszellenmembranen von Cruciferensamen (Teesdalia) und Theilfrüchten von Salvien (S. Horminum) gegangen sind. Die entgegengesetzte Stellung der Polarisationsebenen zur Streifung der Zellhautflächen zeigen Bryopsis plumosa, ferner eine dünnwandige, langgliedrige Chaetomorpha (Ch. crassa Kütz.?). Bei der ersteren ist die Längsstreifung die allein sichtbare, bei der zweiten die deutlichst hervortretende Differenz der Lichtbrechung verschiedener Stellen der Membranfläche. Bryopsis plumosa zeigt bei diagonaler Stellung der Zellenachse, im optischen Längsdurchschnitte und in der Fläche der Membran die gleiche Färbung, obwohl in den Durchschnitten der Membran die Polarisationsebene der extraordinären Strahlen senkrecht auf der Membranfläche steht; obwohl sie somit auch zur Streifungsrichtung senkrecht ist. Bei jener dünnwandigen Chaetomorpha steht die Polarisationsebene der ordinären Strahlen der Membrandurchschnitte senkrecht auf deren Flächen, in der Flächenansicht der Membran ist sie der Längsachse der Zelle parallel. Zeigt der optische Längsdurchschnitt der Membran Subtractionsfarben, so ist die Membranfläche additionell gefärbt.

Auch Membranen, die keinerlei Streifung oder Schichtung direct erkennen lassen, wirken doppeltbrechend auf Lichtstrahlen, welche die Membranflächen treffen. Diese Erscheinung ist eine ganz allgemeine, wenn auch die Wirkung

1) v. Mohl a. a. O. p. 14.

Digitized by Google

(insbesondere die Aenderung des Farbentones des gefärbten Gesichtsfeldes des Polarisationsmikroskops), in vielen Fällen eine nur äusserst geringe ist. Die Stellung der Polarisationsebenen der durch solche Membranen gebrochenen Lichtstrahlen ist in jedem gegebenen Falle eine ganz bestimmte: rechtwinklig und parallel zur Zellenaehse bei vielen niederen Algen; — zur Zellenaehse in demselben Winkel und um 90° entgegengesetzt geneigt, wie sehraubenlinige Verdickungen, oder schraubenlinig geordnete Unterbrechungen der Verdickung der Wand bei Muscineen und Gefässpflanzen. Die Polarisationsebene der ordinären Strahlen steht im ersteren Falle zur Zellenachse in der Regel senkrecht; im zweiten rechtwinklig zur Richtung der Verdickungen oder der spaltenförmigen Tüpfel.

Die Stellung der Polarisationsebene der durch die Membranfläche gegangenen ordinären Strahlen senkrecht zur Zellenachse, analog den Cladophoren zeigen z. B. alle darauf untersuchten Spirogyren, Oedogonien, ferner Botrydium argillaceum, Schizosiphon gypsophilus Kutz.; ebenso die mit Bryopsis so nahe verwandten Vaucherien, Codium tomentosum, der Saprolegnien, aller in dieser Beziehung beobachteten Schimmelpilze und Fleischpilze. Die Membranfläche der mit der Achse diagonal liegenden Zelle erscheint hier dem optischen Durchschnitte der Membran gleichfarbig, da in diesem die ordinären Strahlen senkrecht zur Hautfläche polarisirt sind. Umgekehrt in ihrem Verhalten, in der Fläche zu den in gleicher Richtung liegenden Längsdurchschnitt complementär gefärbt, ist die nicht cuticularisirte Membran der Zellen von Hydrodictyon utriculatum, der grossen, chlorophyllhaltigen, quergestreckten Zellen in den Blättern der Kiefern. In den meisten Zellen von Gefässpflanzen, an deren Membranen keine Streifung beobachtet wird, ist die Stellung der Polarisationsebene auf die Wandfläche gefallener Strahlen zur Zellenachse geneigt: z. B. Parenchymzellen des Blattes von Aloe margaritifera, des Stammes von Pteris aquilina u. s. w. — Die gar nicht oder nur höchst undeutlich gestreiften Membranflächen der Zellen von Acetabularia und von Caulerpa zeigen, im Polarisationsmikroskop von der Fläche gesehen, stellenweise Additions- und stellenweise Subtractionsfarben, analog der Valonia [1]). Die Membran der oberen Fläche des Schirms von Acetabularia mediterranea erscheint, bei zur Polarisationsebene des ordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte senkrechter Lage der Tangente des freien Aussenrandes, in den peripherischen Theilen in additioneller, gegen das Centrum hin in subtractioneller Färbung.

Die pflanzlichen Zellmembranen erhalten die doppeltbrechende Eigenschaft erst einige Zeit nach ihrer Anlegung. Ganz junge, eben neu gebildete Membranen sind isotrop. Die Anisotropie tritt ein auch an solchen Membranen, welche dieselbe Dicke beibehalten, die sie im einfach brechenden Zustande besassen.

Diese Thatsache ist mit Leichtigkeit zu constatiren an Zellen von Cladophora fracta und glomerata, die in Theilung begriffen sind. Der optische Durchschnitt in Ausbildung begriffener und eben fertig gewordener Scheidewände bricht das Licht nicht doppelt. Ebenso die jüngsten Zellwände des Cambium auf Querdurchschnitten phanerogamer Stämme, die in lebhafter Vegetation begriffen sind (z. B. von Astragalus cicer, Ricinus communis, Malpighia fucata, Cereus peruvianus, Pinus Laricio; — in Durchschnitten an Stämmen, die in der Winterruhe sich befinden, sind alle Zellmembranen doppeltbrechend). Die erwähnten Membranen erhalten sämmtlich mit vorrückendem Alter die Eigenschaft der Doppeltbrechung, noch bevor sie eine merkliche Zunahme der Dicke erkennen lassen. — Der Zellhautstoffring, dessen Anlagerung an die Innenwand der Theilung einer Zelle der Oedogonien voraufgeht, ist einfach brechend bis er seine volle Dicke erreicht hat. Er wird dann aber noch vor dem Aufbrechen der Zelle anisotrop, zum Mindesten in seinen äussersten, dem Zelleninhalt angränzenden Schichten.

Die doppeltbrechende Wirkung pflanzlicher Zellmembranen ist im Allgemeinen um so grösser, je dichter und fester die Membranen sind. Doch giebt es sehr

1) Nägeli a. a. O.

Digitized by Google

harte und dichte Membranen, die kaum eine Spur von Doppeltbrechung zeigen, z. B. die harte Schicht der Samenschale der Magnolien, die innersten Schichten der Holzzellen von Pinus silvestris und Strobus. — Die Anisotropie der Zellhaut geht verloren, wenn die Membranen in einen Zustand extremen Aufquellungsvermögens übergehen; in manchen Fällen schon während des ersten Beginns des Quellens, so z. B. bei der Umbildung der Häute der Markzellen von Astragalus creticus zu Traganth, von Holzzellen der Prunus avium zu Kirschgummi.

Die äusserste, je zwei Nachbarzellen gemeinsame Lamelle der Membran von Markzellen des Astralus creticus, deren Wandsubstanz in Traganthgummi sich umwandelt, ist noch doppeltbrechend, wenn die dicken, inneren, bereits etwas aufgequollenen Membranschichten jede Spur der Doppelthrechung eingebüsst haben. — Die aus dem Zusammenhange gelösten Zellen des Holzparenchyms oder der Markstrahlen von Prunus avium, die man in den von Kirschgummi erfüllten Lücken des Holzkörpers des Kirschbaumes nicht selten findet, zeigen häufig theils auf einzelnen Stellen der Wand, theils in der ganzen Ausdehnung derselben, den Verlust der Fähigkeit zur doppelten Brechung des Lichts, ohne dass eine merkliche Auflockerung der nicht verflüssigten Schichten der Zellhaut vorhanden ist. Die einfach brechend gewordenen Membranstellen haben an Dicke nicht zu- an Lichtbrechung nicht wahrnehmbar abgenommen. Ihre Umrisse, namentlich die ihrer Tüpfel, sind ebenso scharf gezeichnet wie diejenigen der noch doppelt brechenden Membranstellen.

Die Asche sehr kieselhaltiger Zellmembranen besitzt die nämlichen doppeltbrechenden Eigenschaften, wie dieselben Membranen vor der Einäscherung[1]). So die Asche von Diatomeenzellmembranen, und die der Epidermis von Equiseten.

Viele Diatomeenschalenasche ist nur sehr schwach doppeltbrechend: so die der Campylodisci und Naviculae, welche die Hauptmasse des Kieselguhrs von Eger darstellen. Sehr stark doppeltbrechend sind dagegen die geglühten Membranen der Pleurosigmen. Die glatten Seitenflächen der Zellen, welche in den bekannten Bourgogne'schen Präparaten zwischen den als Probeobjecten benutzten, netzförmig gezeichneten Endflächen in Form rhomboidischer Rahmen sich finden, und die Durchschnitte senkrecht zur Fläche des Aschenskelets einer Zellmembran darbieten, erhöhen z. B. das Gelb I. O. des Gesichtsfelds in Violet II. O., wenn die Richtung der Membranfläche mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte zusammenfällt; sie erniedrigen jenes Gelb zu Weiss I. O., wenn diese Richtungen sich rechtwinklig kreuzen. Sie verhalten sich somit gleich dem Durchschnitt senkrecht auf der Fläche einer gemeinen Cellulosemembran. — Die Endflächen erscheinen bei der Seitenfläche paralleler Lage in diesen gleichen Farben; die Polarisationsebene der aus der Endfläche tretenden extraordinären Strahlen ist ihrem grössten Durchmesser parallel. Die Fläche erhöht das Gelb I. O. zu Roth, wenn ihr grösster Durchmesser mit der Polarisationsebene des ordinären Strahls der Gypsplatte sich kreuzt; er erniedrigt es zu Weiss, wenn er dieser Ebene parallel ist. Bei Surirella gemma dagegen steht die Polarisationsebene der ordinären Strahlen in den Endflächen longitudinal: Endfläche und optischer Durchschnitt der Seitenflächen erscheinen bei gleicher Lage entgegengesetzt gefärbt. Auch die Schalen der blasenförmigen Concretionen aus fluorsiliciumhaltiger Kieselerde, welche sich bilden, wenn Fluorsiliciumdämpfe mit Wasserdampf in Berührung treten, sowie Opale und Hyalithe sind doppeltbrechend; — die Polarisationsebene des ordinären Strahles steht auch hier, in Durchschnitten senkrecht auf die Flächen oder Schichtungen der Kieselerdemassen, senkrecht auf den Flächen oder Schichten[2]).

1) v. Mohl a. a. O.

2) Max Schultze, Verhandl. naturhist. Ver. f. Rheinland u. Westph., Jahrg. 20, 1863, p. 12. — M. Schultze zieht aus der richtigen Beobachtung, dass die Endflächen des Pleurosigma angulatum nach Tränkung mit Firniss isotrop werden, den irrigen Schluss, dass die Diatomeenschalen nicht doppeltbrechend, sondern nur depolarisirend wirken (a. a. O. p. 39); — eine Folgerung, deren Unhaltbarkeit aus dem Verhalten der Endflächen im gefärbten Gesichtsfeld

Die Doppelbrechung pflanzlicher Zellmembranen wird in hohem Grade beeinflusst von der Durchtränkung der Membranen mit Flüssigkeiten verschiedener Art. Trockene Zellmembranen wirken allgemein auf das polarisirte Licht schwächer ein, als von Flüssigkeiten durchtränkte und umgebene. Die Doppelbrechung von Membranen, die Flüssigkeit imbibirt haben, ist nicht durchweges um so intensiver, je stärker das Brechungsvermögen der betreffenden Flüssigkeit ist, je näher dieselbe in dem Brechungsindex an der Substanz der Zellmembran steht: in vielen Fällen verleiht eine Imbibitionsflüssigkeit geringeren Brechungsvermögens (z. B. Wasser) der zuvor trockenen Zellmembran eine stärkere Wirkung auf das polarisirte Licht, als solche von höherem (z. B. Aether, Alkohol; in einzelnen Fällen selbst Cassia- und Anisöl).

Das verschiedenartige Verhalten trockener und durchfeuchteter Membranen im Polarisationsmikroskope ist eine höchst augenfällige Erscheinung. Bringt man einen dünnen Längs- oder Querschnitt völlig trockenen Coniferenholzes, trockene leere Zellhäute von Oedogonien, Samenhaare von Epilobium oder Asclepias, Durchschnitte von Epidermis und Rinde von Cereus peruvianus u. dgl. m.[1]) in das durch Kreuzung der Nicols verdunkelte Gesichtsfeld, so erscheinen die hellsten Stellen der Objecte im matten Grau I. O. Sie flammen sofort zu hellem Weiss auf, wenn Wasser zu den Durchschnitten tritt. Ist das Gesichtsfeld durch Einschaltung einer doppeltbrechenden Platte gefärbt, so werden die von dem Farbentone des Gesichtsfelds abweichenden Färbungen der trockenen Objecte durch Zusatz einer Imbibitionsflüssigkeit nicht nur lebhafter, sondern häufig auch etwas modificirt. Die langen einzelligen dünnwandigen Haare des Grundes der Scheinfrucht (des hohlen Blüthenbodens) der Rosa villosa L. z. B. zeigen im Gelb I. O. bei diagonaler, und mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte zusammenfallender Stellung der Längsachse rothblaue Farbung des optischen Durchschnitts der Wand, und bei einer um etwa weitere 30° gegen die Polarisationsebene des einen Nicol geneigter Stellung das intensivste rothblaue beziehendlich röthlichgelbe Colorit der Wandfläche. Bei Zusatz von Wasser werden Membrandurchschnitt und Fläche rein blau, beziehendlich gelbweiss. — Verschiedene Membranen verhalten sich in diesen Beziehungen sehr verschieden. So macht es z. B. nur einen geringen Unterschied, ob man Samenhaare von Gossypium völlig ausgetrocknet oder in Wasser liegend unter das Polarisationsmikroskop bringt.

Die Vermuthung liegt nahe: es möge der Unterschied des Verhaltens trockener und durchfeuchteter in Flüssigkeit liegender Membranen zum polarisirten Lichte darin beruhen, dass an den trockenen Membranen zahlreiche sehr kleine, mikroskopisch nicht mit Sicherheit oder gar nicht wahrnehmbare Unebenheiten sich finden, welche bei dem grossen Unterschied ihres Brechungsvermögens von dem der umgebenden Luft zahlreiche spiegelnde und ablenkende, nach allen Richtungen gestellte Flächen den auftreffenden Lichtstrahlen darbieten, und somit eine depolarisirende Wirkung üben müssten. Würde dagegen die Membran von einem Medium annähernd gleichen Lichtbrechungsvermögens umgeben, so würden diese Spiegelungen und Ablenkungen grossentheils wegfallen, und die Doppelbrechung, ungetrübt durch Beimengung gemeiner, depolarisirter Strahlen, deutlicher hervortreten. Wäre dies der wahre Grund der Erscheinung, so müsste die Doppeltbrechung der Membran um so stärker sich zeigen, je näher das Brechungsvermögen des umgebenden Medium dem hohen Brechungsvermögen der

des Polarisationsmikroskops, wie bereits Valentin es angiebt (Valentin, Unters. d. Pfl. u. Thiergew. im polar. Licht, Lpzg. 1861, p. 203) und noch mehr aus dem Verhalten der Durchschnitte senkrecht auf die Fläche der Seitenwände unter gleichen Umständen hervorgeht.

1) Die vollständige Austrocknung erreicht man leicht durch längeres Aufbewahren der Objecte in einem geschlossenen Raume, der eine grössere Quantität geschmolzenen Chlorcalciums enthält. Selbstverständlich dürfen die Objecte nicht in unmittelbare Berührung mit dem Chlorcalcium kommen.

Digitized by Google

Zellmembran kommt. Und da das Brechungsvermögen der Zellmembranen zwar beträchtlich verschieden, in allen Fällen aber doch erheblich grösser, als das des Wassers ist, so müssten Membranen, welche von stark lichtbrechenden Flüssigkeiten umgeben und durchtränkt sind, intensivere Färbungen im gefärbten Gesichtsfelde zeigen, als dieselben Membranen in Wasser. Dies ist nicht der Fall. Einige Beispiele:

Dünne Schnitte parallel der Fläche aus Cuticularschichten und Epidermiszellen der über Chlorcalcium völlig ausgetrockneten Stammrinde von Cereus peruvianus wirken nicht doppeltbrechend. Höchstens dass, nach Einschaltung einer doppeltbrechenden Platte, in der Umgebung der kreisförmigen Vorhöfe der Spaltöffnungen und in den Durchschnitten der Seitenwände der Epidermiszellen eine schwache Spur abweichender Färbung auftritt. Zusatz von Anisöl (Brechungsexponent = 1,811) lässt jene schwachen Spuren nur sehr wenig deutlicher hervortreten. Wird dagegen zu völlig trockenen und bis dahin wirkungslosen Schnitten Wasser (Brechungsexponent = 1,336) gegeben, so erscheinen die Umgebungen der Spaltöffnungenvorhöfe und die Seitenwände der Epidermiszellen kräftig, die Flächen der Cuticularschichten schwach gefärbt. — Samenhaare von Asclepias curassavica, die in Alkohol (Brechungsexponent 1,372) liegend, im gefärbten Gesichtsfelde an Wandfläche und Durchschnitt nur Andeutungen abweichender Färbung zeigten, erschienen in Wasser liegend intensiv abweichend farbig (viele solche Samenhaare sind auch in Alkohol energisch doppeltbrechend; es ist nöthig solche zum Experiment auszusuchen, die dies nicht sind, und sie sodann mit Wasser auszuwaschen). — Die Intensität der abweichenden Farben, welche dünnwandige Haare aus der Scheinfrucht von Rosa villosa L. im farbigen Gesichtsfelde zeigen, wird sehr gesteigert, wenn Aether (Brechungsexponent 1,358) oder Alkohol als Imbibitionsflüssigkeit durch das auf dem Brechungsindex niedriger stehende Wasser ersetzt werden; sie nimmt nicht merklich zu, wenn man nach völliger Austrocknung desselben Haares Anisöl zu demselben giebt. — Durchschnitte von Coniferenholz, oder des Endosperms von Phytelephas macrocarpa, Oedogoniumfaden, Baumwollenfasern zeigen in Wasser glänzendere Farben als in Aether oder Alkohol; freilich auch noch glänzendere in Canadabalsam, Citronenöl, Cassiaöl und Anisöl. Doch schienen mir unter annähernd gleichen Verhältnissen (an von der Fläche gesehenen Membranstellen von ungefähr gleicher Dicke: Tüpfeln bei Phytelephas, Zellen des Frühlingsholzes aus der Wurzel von Pinus Strobus) die Farben brillanter im Citronenöl (Br. E. 1, 527) als im Cassiaöl (Br. E. 1, 641) oder Anisöl (Br. E. 1, 811).

In manchen Fällen wird der Ton der Färbung durch Aenderung der Imbibitionsflüssigkeit modificirt. Dies lässt sich recht anschaulich an den mehrerwähnten Fruchthaaren der Rosa villosa L. nachweisen. Wäscht man ein solches, von Anisöl durchtränktes Haar in Aether, und bringt es sodann in Wasser, so wird das von der Membransubstanz imbibirte, durch den Aether nicht völlig entfernte Anisöl von dem geschlossenen oberen Ende des Haares her durch das Wasser allmälig ausgetrieben, und tritt in Tröpfchen ins Innere des Haares, welche durch eindringendes Wasser vor diesem her getrieben, aus dem offenen unteren Ende austreten, zu einem grösseren Tropfen zusammenfliessend. Liegt ein dünnwandiges solches Haar im Gelb I. O. parallel zur Polarisationsebene des extraordinären Strahls der Gypsplatte, so färbt sich der optische Längsdurchschnitt der Membran in dem Maasse als das Wasser das Oel verdrängt, in höherem Tone: aus Indigo in Grünblau (und bei nur 90° verschiedener Lage aus Gelbweiss in Blauweiss). Noch auffallender verhält sich die Cuticula des Stammes von Cereus peruvianus. Wird diese, an transversalen mit Wasser getränkten Durchschnitten, z. B. im Roth I. O., und in der Lage der Membranfläche parallel der Polarisationsebene der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte untersucht, so erscheint sie indigoblau II. O. — Imbibirt sie statt des Wassers Anisöl, so erhöht sich ihre Farbe zum blaugrün II. O.

Die Doppeltbrechung der (geglühten) Endflächen der Pleurosigmazellen wird völlig aufgehoben, wenn dieselben mit Firniss getränkt werden[1]). Jedes Bourgogne'sche Präparat bietet Gelegenheit dies zu sehen: die den Firnissrand berührenden Schalen, welche Firniss imbibirt

1) Max Schultze a. a. O. p. 12.

haben, sind einfach brechend, — sie entbehren auch im gemeinen Lichte der Interferenzfarben, welche die nicht firnissgetränkten Schalen in auffallender wie in durchfallender Beleuchtung sehr deutlich zeigen. Sorgfältig ausgewaschene und getrocknete, aus Fluorsilicium niedergeschlagene Krusten dagegen werden durch Tränkung mit Firniss oder Balsam in ihrer Doppelthrechung nur beeinträchtigt, aber nicht dieser völlig beraubt.

§ 40.

Ueber die Molecularstructur pflanzlicher Zellmembranen.

Die Erscheinungen der Doppeltbrechung des Lichtes durch vegetabilische Membranen gestatten ebenso, wie die Vorgänge der Quellung und Schrumpfung derselben bei der Aufnahme und dem Verluste von Imbibitionsflüssigkeiten einige sichere Schlüsse und eine Reihe berechtigter Voraussetzungen in Bezug auf den feineren, durch das Mikroskop nicht direct wahrnehmbaren Bau pflanzlicher Zellhäute. Diese Schlüsse und Unterstellungen gehen grossentheils nach derselben Richtung; sie unterstützen und decken sich gegenseitig.

Die Ursache der Doppeltbrechung der vegetabilischen Membranen kann nicht in dem Bestehen von Spannungsdifferenzen zwischen bestimmten Theilen (Schichten, Streifen) derselben gesucht werden, von Spannungsdifferenzen, wie sie beispielsweise bei der Compression oder Expansion des (isotropen) Glases entstehen, und die Anisotropie desselben hervorrufen[1]. Denn es wird das Verhalten der (mit Wasser getränkten) Zellhäute zum polarisirten Lichte nicht geändert, wenn die Membran mechanisch ausgedehnt oder zusammengedrückt wird. »Man kann die Schichten einer von Wasser durchdrungenen Caulerpamembran durch Biegen und Falten auseinanderziehen und verkürzen, so dass die Differenz zwischen den beiden Extremen einer Verlängerung von 42% und einer Verkürzung von 30% gleichkommt, ohne eine dem Auge bemerkbare Aenderung der Interferenzfarben hervorzurufen, während im isotrop gewordenen Glasfaden eine Dilatation von $\frac{1}{10}$% genügt, um die Farbe merklich zu modificiren. Verschiedene Zellmembranen verhalten sich ganz ähnlich wie Caulerpa, und man muss als charakteristisches Merkmal der durchdringbaren organischen Körper anführen, dass sie verhältnissmässig ganz enorme mechanische Veränderungen erfahren können, ohne dass die denselben entsprechenden optischen Reactionen entstehen. Diese Eigenthümlichkeit wird nicht etwa durch die chemische Natur bedingt, denn Verbindungen, die der Cellulose verwandt sind und eine analoge Zusammensetzung haben, wie Gummi, Dextrin, Zucker verhalten sich wie Glas oder wie die Krystalle. Uebrigens ist einleuchtend, dass bei solchen Erscheinungen nur die physikalische Beschaffenheit maassgebend sein kann«[2].

Die Vorstellung von der Untheilbarkeit der Materie fordert mit Nothwendigkeit die Annahme, dass bei der Imbibition einer Flüssigkeit durch einen festen Körper kleine feste Theilchen desselben (Molecüle, kleinste denkbar frei vorkommende Theilchen seiner Substanz, oder Gruppen veränderlicher, aber für den einzelnen Fall bestimmter Grösse und Gestalt, Complexe solcher Molecüle) mit

1) Wie durch Max Schultze versucht worden: Müller's Archiv f. An. u. Physiol. 1861, p. 204; Verhandl. d. naturf. Ver. d. Rheinl. u. Westph. 20, 1863, p. 21.
2) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1862, 8. März p. 204 des Separatabdr.

Digitized by Google

Flüssigkeitshüllen sich umgeben[1]). Es ist die nächstliegende Unterstellung, dass die Molecülcomplexe für Flüssigkeit undurchdringlich, und dass, bei gleicher chemischer Constitution, die Anziehungskraft der Molecülcomplexe für Flüssigkeit nur durch ihre Grösse bestimmt sei. Daraus folgt, dass in einem von Flüssigkeit durchtränkten Körper die Menge der Flüssigkeit zu der Grösse der Molecülcomplexe im umgekehrten Verhältnisse stehe. Sind innerhalb des gleichen Raumes die festen Substanzkerne kleiner, so ist in diesem Raume, gleiche Dicke der Wasserhüllen um die Substanzkerne verschiedener Grösse vorausgesetzt, zwar eine grössere Zahl der (kleinen) Molecülcomplexe, aber doch eine grössere Masse von Wasser vorhanden.

Die Erscheinungen des in verschiedenen Richtungen ungleichmässigen Aufquellens und Schrumpfens Flüssigkeit aufnehmender oder abgebender Membranen führen nothwendig zu der Vorstellung, dass hier die festen Substanzkerne nach diesen verschiedenen Richtungen hin ungleiche Dimensionen haben müssen: die beträchtlichsten nach den Richtungen geringsten Aufquellens und umgekehrt. Die Membran einer Zelle der Cladophora fracta z. B., deren Fläche beim Austrocknen longitudinal nur wenig, transversal sehr bedeutend sich zusammenzieht (S. 224), würde Kerne fester Substanz besitzen, deren Durchmesser parallel der Zellenachse den dazu senkrechten, der Tangente der Aussenwand parallelen um etwa das Fünffache übertreffen würde. Wenn dann durch Austrocknen die Wasserhüllen einen bestimmten Maasstheil ihrer Mächtigkeit einbüssen, würde die Zellhaut fünfmal so stark sich verschmälern, als verkürzen.

Viele Zellmembranen zeigen in der Zusammensetzung aus Areolen oder Streifen verschiedenen Wassergehalts und Lichtbrechungsvermögens (§ 28) einen Bau, der dieser vorausgesetzten feineren Structur entspricht, insofern Stellen niedrigeren Wassergehaltes zwischen solche grösseren Wassergehalts eingeschlossen sind, und umgekehrt. Es ist indess selbstverständlich, dass diese direct wahrnehmbare Erscheinung nicht ein Ausdruck der Zusammensetzung der Membran aus Molecülcomplexen fester Substanz und Wasserhüllen sein kann: schon darum nicht, weil stets mehr als zweierlei Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens vorhanden sind. Ferner enthalten auch die dichtesten Areolen noch Wasser, auch die mindest dichten enthalten noch feste Substanz. Gefärbte Imbibitionsflüssigkeit färbt beide, wenn auch jene mit geringerer Intensität. Bei Flüssigkeitsaufnahme nach vorgängiger Flüssigkeitsentziehung schwellen beide, wenn auch jene geringer. Nicht die einzelnen Substanzkerne und Wasserhüllen treten in den Streifungen der Zellhäute in Flächen- und Durchschnittsansichten hervor, sondern eine Zusammensetzung aus gruppenweise, in Schichten oder Streifen, zusammen geordneten Molecülcomplexen mit verhältnissmässig grösserer oder geringerer Masse Wasser und fester Substanz in der nämlichen Raumeinheit; im ersteren Falle mit kleineren, im zweiten mit grösseren Dimensionen der festen Substanzkerne.

Das Lichtbrechungsvermögen der wasserreicheren Areolen oder Schichten von Wasser durchtränkter Zellmembranen bleibt sichtlich zurück hinter dem der wasserärmeren Stellen. Die feste Substanz der Membranen ist sehr bedeutend stärker lichtbrechend als Wasser. An der Gränze der Gruppen aus kleineren und derer aus grösseren Molecülcomplexen, an der Gränze der Streifen, Areolen und Schichten sowohl, als an den Gränzen zwischen Substanzkernen und Wasser-

1) Der Weg, welchen die nachstehenden Erörterungen gehen, ist zuerst von Nägeli betreten, und durch ihn Bahn gebrochen worden: Pflanzenphysiol. Unters. B. 2, p. 444 ff Nägeli's Terminologie ist eine von der hergebrachten abweichende: er braucht für Molecül den Ausdruck »Substanzatom«, für Molecülcomplex »Molecül«; — ich werde darin nicht folgen.

hüllen müssen nothwendig spiegelnde Flächen sich finden, deren Stellungen eine gewisse Ordnung einhalten. — Streifen und Schichten schwach lichtbrechender, wasserreicher Substanz, welche zwischen stark lichtbrechenden verlaufen, müssen ferner ebenso engen lufterfüllten Spalten in einer dünnen Platte eines festen Körpers ähnlich wirken, als dies von der Wasserschicht zwischen zweien Substanzkernen gilt, die in einer zur Sehachse senkrechten Ebene liegen. Die anisodiametrischen Molecülcomplexe fester Substanz, wie die Gruppen solcher Complexe, welche mehr oder minder wasserhaltige Stellen der Membranen bilden, sind nach bestimmten Richtungen gleichsinnig orientirt. In diesen Verhältnissen sind Bedingungen geboten, aus denen sich die bis jetzt bekannten Erscheinungen der Doppeltbrechung pflanzlicher Membranen, wie mir scheint genügend ableiten lassen.

Es ist bekannt, dass gemeines Licht durch einfache Brechung zum Theil in polarisirtes umgewandelt werden kann. Auch wenn ein Lichtstrahl unter einem anderen, als dem Polarisationswinkel geneigt auf einen von zwei parallelen Flächen begränzten durchsichtigen Körper fällt, ist sowohl das reflectirte als das gebrochene theilweise polarisirt. Die Polarisationsebene der gebrochenen Strahlen ist senkrecht zur Reflexionsebene, und der mit dieser zusammenfallenden Polarisationsebene eines von den Flächen des durchsichtigen Körpers spiegelnd zurückgeworfenen Strahles. Durch ein System geneigter Glasplatten gegangenes Licht ist grossentheils polarisirt. Steht die Reflexionsebene des Plattensystems parallel mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles einer ins Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes eingeschalteten doppelt brechenden Platte, fällt somit die Polarisationsebene der durch die Glasplatten gegangenen polarisirten Strahlen zusammen mit derjenigen der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte, so erscheint das Gesichtsfeld in Additionsfarben; in Subtractionsfarben dagegen bei um 90° gedrehter Stellung des Plattensystems.

Die Anordnung der Streifung und Schichtung von Zellmembranen, welche zu Areolen verschiedenen Wassergehalts differenzirt sind, lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass wie die sichtbaren Areolen, so auch die sie zusammensetzenden nicht einzeln unterscheidbaren, von Wasserhüllen umgebenen Molecülcomplexe die Form von Prismen haben, deren Längsachse auf der Zellhautfläche senkrecht oder sehr steil geneigt steht, und deren Endflächen Quadrate, Rauten oder Sechsecke u. s. w. sind — Prismen, die im Allgemeinen parallelopipedische Form haben. Sind die Seitenflächen dieser Prismen gegen die Sehachse geneigt, so wird das von ihnen gebrochene Licht partiell polarisirt sein, und es wird der Membrandurchschnitt, falls dieses Verhältniss allein in Betracht käme, im gefärbten Gesichtsfelde additionelle Färbung hervorrufen, wenn die Membranfläche der Ebene der extraordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte parallel gerichtet ist.

Eine Zellmembran, welche (dem gewöhnlichen Typus geschichteter Membranen gemäss) aus den Flächen der Haut paralleler Lagen abwechselnd grösseren und geringeren Lichtbrechungsvermögens zusammengesetzt ist, kann vermöge des erwähnten Verhältnisses nur dann gemeines Licht theilweise in polarisirtes überführen, wenn ihre Schichten von den einfallenden Lichtstrahlen schiefwinklig getroffen werden. Bei einer flach ausgebreiteten, im Polarisationsmikroskope mit parallelen Lichtstrahlen beleuchteten Haut ist dies nicht der Fall. Die Wir-

Digitized by Google

kung solcher Membranen auf das polarisirte Licht ist meist eine nur schwache. Sie wird aber erheblich gesteigert, wenn man die Zellwand (bei diagonaler Stellung der Neigungsebene) gegen die Achse des Polarisationsmikroskopes stark neigt.

Ein flach ausgebreitetes Membranstück von Valonia utricularis z. B. erscheint im orange I. O. gefärbten Gesichtsfelde in der einen diagonalen Stellung röthlich, in der anderen gelblichweiss überlaufen, mit starker Beimengung der rothgelben Grundfarbe. Wird die Membranfläche (auch wenn sie nicht auf Glasplatten liegt, sondern in der Oeffnung einer metallenen Blendung ausgespannt ist) in einem Winkel von etwa 40° gegen die Achse des Mikroskops der Art geneigt, dass die Reflexionsebene von der Membran zu dem Beleuchtungsspiegel hin zurück geworfener Strahlen mit der Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Membran zusammenfällt, so erhöht sich die Färbung der Membran zu sattem Indigblau, während bei einer um 90° davon verschiedenen Stellung der geneigten Membran die weissliche Färbung ihrer Fläche viel matter erscheint. Neigt man dagegen die Membran so, dass jene Reflexionsebene und die Polarisationsebene der ordinären Strahlen der Membran einander entsprechen, so ist in der einen diagonalen Stellung der geneigten Membran die weisslich überlaufene Färbung ihrer Fläche zu glänzendem Weiss gesteigert, in der andern die rothe Färbung kaum noch merklich. — Aehnlich verhalten sich ausgebreitete Stücke der Stängelmembran von Acetabularia mediterranea, und die Membranen entleerter Zellen von Spirogyra Heerii (zwischen Glasplatten, die selbst aber nicht die Färbung des Gesichtsfelds modifiziren).

Es ist durch Fizeau gezeigt worden[1]), dass gemeines Licht, welches von fein parallel geritzten Metallflächen reflectirt wird, parallel der Richtung der Furchen polarisirt ist, und ferner, dass gemeines Licht, welches durch sehr enge Spalten mit spiegelnden Rändern hindurchgeht, senkrecht zur Richtung der Spalten polarisirt ist[2]). Höchst wahrscheinlich sind diese Erscheinungen entscheidend mitwirkend bei der Doppeltbrechung pflanzlicher Membranen.

Man kann die letztere Thatsache sehr leicht constatiren, wenn man (nach einer durch H. v. Mohl mündlich gegebenen Vorschrift) feine Nähnadeln auf einer Glastafel parallel dicht aneinanderlegt, und mit den Enden fest kittet. Da die Nadeln nicht genau cylindrisch sind, lassen sie zwischen sich Spalten von verschiedener Weite, die an einzelnen Stellen zu äusserster Enge, endlich vollständig, sich auskeilen. Bringt man ein solches Nadelgitter in das erhellte Gesichtsfeld eines Polarisationsmikroskops, dessen Nicols parallel stehen oder dessen einen Nicol man beseitigt hat, so erscheinen auch die engsten Spalten hell, dafern die Richtung der Spalten mit derjenigen der Polarisationsebene der Nicols sich kreuzt. Bei paralleler Stellung der Spalten und der Polarisationsebenen der Nicols sind die engen Spalten verdunkelt, unsichtbar. Bei gekreuzter Stellung der Nicols erscheinen die Spalten in jeder diagonalen Stellung erhellt, in jeder orthogonalen dunkel. Wird bei gekreuzter Stellung der Nicol'schen Prismen das Gesichtsfeld durch Einschaltung einer Gyps- oder Glimmerplatte gefärbt, so erscheinen die engen Spalten in additioneller Färbung, wenn ihre Richtung mit derjenigen der Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Glimmerplatte zusammenfällt; in subtractioneller, wenn diese Richtungen sich kreuzen. — Auch die freien Seitenkanten der äussersten Nadeln des Gitters sind von einem Licht- beziehendlich Farbensaume eingefasst.

Mag eine Membran, welche zu Systemen von Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens (Schichten und Streifen) differenzirt ist, von durchfallendem Lichte in einer Richtung getroffen werden, in welcher es wolle, so wird dieses Licht auf seinem Wege spaltenförmige, von spiegelnden Flächen begränzte Mem-

---

1) Fizeau in Ann. de Ch. et Phys. 3. Sér. 62, p. 385; und in Poggend. Ann. 116, 1862, p. 478 u. 513. 2) p. 488 des Abdr. in Pogg. Ann.

Digitized by Google

branstellen finden, und beim Durchgange durch diese theilweise polarisirt werden. Da die Streifungen in Richtung der Fläche in vielen Fällen direct nachweisbar zweierlei, annähernd oder genau rechtwinklig sich kreuzende sind; da ferner die Gränzen der in Richtung der Membranflächen differenzirten Areolen in der Regel auf den Schichtengränzen senkrecht stehen, so muss das polarisirte Licht in zwei zu einander nahezu rechtwinkligen Ebenen polarisirt sein; und es hat nichts Befremdliches, wenn die senkrecht zu einander schwingenden polarisirten Strahlen aus der Membran mit einer Phasendifferenz austreten, so dass sie, wenn in einem Nicol'schen Prisma jeder wieder in einen ordinären und einen extraordinären Strahl zerlegt wird, interferirende Farben bestimmter Ordnung geben.

Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass die Differenzirung einer Zellhaut in Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens durch Beugung, Dehnung oder Zusammendrückung nur wenig beeinflusst wird, dass die Thatsache der Unveränderlichkeit der doppeltbrechenden Eigenschaften einer Membran durch derartige Einflüsse sonach mit der Unterstellung im Einklange steht, dass diese doppeltbrechenden Eigenschaften eben auf jener Differenzirung beruhen mögen.

Die Allgemeinheit des Vermögens doppelter Lichtbrechung auch in solchen Membranen, welche der direct sichtbaren Sonderung in umgränzte Gebiete verschiedener Lichtbrechung entbehren, ist (neben den Erscheinungen des Aufquellens, insbesondere des nach verschiedenen Richtungen ungleichen Aufquellens) eine zweite starke Stütze der Vorstellung von der durchgreifenden Zusammensetzung der mit Flüssigkeit getränkten Membranen aus Schichten und Areolen verschiedenen Flüssigkeitgehalts.

Von der hier dargelegten Auffassung unterscheidet sich die Nägeli's in einem wichtigen Punkte. Er sagt[1]: »Wir könnten eine Membran (was ihre doppeltbrechenden Eigenschaften betrifft) künstlich nachbilden, wenn es gelänge, unendlich viele kleine Krystalle mit gleichlaufender Achsenrichtung durch elastische, aus isotrop bleibender Substanz bestehende Bänder oder Charniere zu vereinigen. Eine solche Membran könnte man biegen, auseinanderziehen oder zusammendrücken, ohne ihre Interferenzfarben zu ändern. . . . Die organisirten Substanzen bestehen aus krystallinischen, doppeltbrechenden, aus zweierlei Atomen zusammengesetzten Moleculen, die lose aber in bestimmter regelmässiger Anordnung neben einanderliegen. In befeuchtetem Zustand ist, in Folge überwiegender Anziehung, jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; in trockenem Zustande berühren sie sich gegenseitig. In der organisirten Substanz ist demnach eine doppelte Cohäsion vorhanden; die eine verbindet die Atome (= Molecule im gewöhnlichen Sinne) zu Moleculen (= Moleculcomplexen) in gleicher Weise, wie dieselben sonst zusammentreten, um einen Krystall zu bilden; die andere vereinigt die Molecule (Moleculcomplexe). Bei vollkommener Trockenheit wirkt die Letztere ziemlich wie die Erstere, die organisirte Substanz ist dann spröde und bricht bei geringer Biegung; sie vermindert (verändert) auch bei mechanischer Einwirkung ihre optischen Eigenschaften. Je mehr Wasser dagegen der imbibitionsfähige Körper enthält, desto weniger brüchig ist er unter übrigens gleichen Verhältnissen, und desto grössere mechanische Veränderungen kann er erleiden, ohne eine Modification in seinen ursprünglichen doppeltbrechenden Eigenschaften zu zeigen.« Diese scharfsinnige Darlegung scheint mir, insofern sie eine krystallähnliche doppeltbrechende Natur der festen Substanzkerne voraussetzt, mit einer Reihe von Erfahrungen nicht vereinbar. Es ist nicht abzusehen (dieselbe als richtig vorausgesetzt), warum die Doppelbrechung durch völlige Austrocknung sehr geschwächt, fast vernichtet; warum sie durch Imbibition von Flüssig-

1) Sitzungsb. Bayr. Akad. 1862. 8. März. p. 203 des Separatabdr.

Digitized by Google

keiten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens erheblich modificirt werden sollte, wenn sie in der molecularen Constitution der festen Substanztheile begründet wäre. Die Imbibitionsflüssigkeiten, auf welche die S. 346 mitgetheilten Beobachtungen sich beziehen, sind an sich isotrop (zum Mindesten sind sie alle nicht anisotrop in den dünnen Schichten, welche bei mikroskopischer Beobachtung zur Verwendung kommen); die Anwesenheit verschiedenartiger, oder der gänzliche Mangel solcher Imbibitionsflüssigkeiten würde nichts ausmachen. Das völlige Verschwinden der Doppelbrechung schon im ersten Beginn vieler Aufquellungsvorgänge (S. 345) fordert bei Festhaltung von Nägeli's Anschauung die Hülfshypothese, dass gleich bei Anfang der reichlicheren Wassereinlagerung die optischen Achsen der doppeltbrechenden Substanzkerne verschoben wurden; während bei der Unterstellung, es sei die Polarisation des einfach gebrochenen und durch enge Spalten gegangenen Lichtes die Ursache der Doppeltbrechung, ihr Verschwinden beim raschen Aufquellen aus der auch sonst unerlässlichen Annahme der Zerklüftung der festen Kerne in sehr kleine (nicht mehr auf die Lichtstrahlen wirkende, worüber weiter unten) Molecülcomplexe sich erklären würde. Eine der Dichtigkeitsachsen des Aethers in den krystallähnlichen, zweiachsig doppeltbrechenden Substanzkernen steht nach Nägeli's Auffassung senkrecht zur Schichtung, während die beiden anderen in der Ebene jeder einzelnen Schicht liegen[1]). Damit will es nicht stimmen, dass die Doppelthrechung einer flach ausgebreiteten Zellwand sehr beträchtlich dadurch gesteigert werden kann, dass man ihr eine gegen die Achse des Polarisationsmikroskops stark geneigte, mit der Neigungsebene diagonale Stellung giebt (S. 351). — Es bedarf auch, nebenher bemerkt, noch der genaueren Untersuchung, ob es nicht doppeltbrechende Membranen giebt, in denen die Ebenen des ordinären und des extraordinären Strahles nicht zu einander senkrecht stehen. Fast scheint es mir, als ob dies im Querdurchschnitt der Holzzellen der Kiefern sich so verhielte.

Dass ganz jugendliche Zellhäute isotrop sind (S. 344), ist mit der einen und der anderen Hypothese wohl vereinbar. Es ist wahrscheinlich, dass erst während der Erhärtung der neu angelegten Membran die Differenzirung in mehr und minder imbibitionsfähige Areolen sich vollzieht; es ist denkbar, die Doppeltbrechung der festen Substanzkerne angenommen, dass erst nach Anlegung der Zellhaut die Molecüle der festen Substanz zu krystallähnlicher Gruppirung sich ordnen, ebenso wie der in kugeligen halbflüssigen Massen erfolgende Niederschlag doppeltbrechender Krystalle, etwa der von Kalkspath bei dem Zusammentreten von Lösungen eines Kalksalzes einerseits, eines kohlensauren Alkali andererseits[2]) zunächst sich isotrop verhält, und erst dann doppeltbrechend wird, wenn an den einzelnen Partikeln die Ecken der Krystallform hervortreten.

Eine nothwendige Consequenz der Auffassung, dass die imbibitionsfähigen Körper aus festen Substanzkernen und Flüssigkeitshüllen derselben zusammengesetzt seien, ist die Annahme der endlichen Begränztheit der Mächtigkeit dieser Hüllen. Die Anziehungskraft der Molecülcomplexe der Zellmembran z. B. für unmittelbar sie berührendes Wasser[3]) ist grösser als die für andere Molecülcomplexe gleicher Art. Aber die Attraction zwischen Substanzkern und Wasser vermindert sich bei wachsender Entfernung in rascherem Verhältniss, als die zwischen Substanzkern und Substanzkern. Die Wasserhüllen der Molecülcomplexe können auch bei reichlichster Wasserzufuhr ein bestimmtes Maximum der Dicke nicht überschreiten. Ist dieses erreicht, so überwiegt die Anziehung der Molecülcomplexe zu einander ihre Anziehung für Wasser; die Membran ist an

1) a. a. O. p. 192

2) Link, üb. die Bildung der festen Körper, Berlin 1844. Ich finde bei Nachuntersuchung die thatsächlichen Angaben dieser Schrift allenthalben bestätigt.

3) Sei im Folgenden, der Kürze wegen, Wasser schlechthin für Imbibitionsflüssigkeit überhaupt genannt.

Digitized by Google

der Gränze ihrer Fähigkeit zur Wasseraufnahme angelangt; sie ist wassergesättigt[1]). Das Verhältniss der Attraction der nämlichen Substanzkerne unter einander zu ihrer Attraction für eine gegebene Flüssigkeit muss der Modification durch Aenderungen der Temperatur, des hydrostatischen Druckes u. s. w. fähig sein: dies folgt aus der Beeinflussung der Wassercapacität der imbibitionsfähigen festen Körper durch verschiedenartige äussere Einwirkungen.

Die Substanzkerne müssen anisodiametrisch gedacht werden; bestimmte Durchmesser müssen die bevorzugt ausgebildeten sein (S. 229). Daraus folgt, dass die Wasserhüllen nicht im ganzen Umfange des Substanzkerns gleiche Mächtigkeit haben können. Die Ansammlung der Wasserhüllen auf den Aussenflächen der Substanzkerne einerseits, die Cohäsion der Membran andrerseits sind gedacht als bedingt durch die Attraction, welche die Substanzkerne sowohl auf das Wasser als auf einander ausüben. Die Grössen dieser Anziehungen hängen ab von der Quantität der Materie. Dem grösseren Durchmesser entspricht die grössere Anziehung für jede Flächeneinheit. Sowohl für den Fall, dass die Anziehung des Wassers durch die Substanzkerne als eine Function der Masse derselben, wie für den Fall, dass sie als eine Verrichtung der Flächen jener Kerne angenommen wird, muss die Massenattraction der Substanzkerne zu einander in Richtung ihrer grössten Durchmesser am intensivsten wirken; das Verhältniss der gegenseitigen Anziehung der Kerne zur Wasseranziehung derselben stellt sich in diesen Richtungen dem Letzteren am ungünstigsten, die Wasserhüllen werden hier am dünnsten sein[2]).

Die Theorie hat sich Rechenschaft zu geben von den Aenderungen der Capacität für Wasser, wie sie bei der Zunahme des Aufquellungsvermögens vieler Membranen im Laufe der Entwickelung, bei der Einwirkung von Säuren oder Alkalien, in den Reizbewegungen, in den periodischen Bewegungserscheinungen auftreten. Dies hat nach dem Vorausgeschickten keine Schwierigkeit. Die Capacität für Wasser hängt nach denselben ab von der Grösse der festen Substanzkerne. Um die vorübergehende Abnahme dieser Capacität bei Reizung zu erklären, bedarf es nur der Hülfshypothese, dass durch den Einfluss des Reizes Gruppen von mehreren Molecülcomplexen veranlasst werden, zu je einem einzigen grösseren Complex (festen Substanzkern) zusammenzutreten: dadurch würde nothwendig die Masse des in der Membran in Form von Hüllen der Substanzkerne enthaltenen Wassers geringer, das Volumen der Membran oder Membranschicht vermindert, der Turgor des Organs oder der Zellhaut herabgedrückt werden. Die Vorstellung ist erlaubt, dass die Reizung der Membran Substanzkerne paarweise oder gruppenweise für die Dauer des Reizzustandes so weit einander nähere (die Wasserschichten zwischen ihnen verdrängend), dass sie eine grössere Masse fester Substanz darstellen. Hört die Wirkung des Reizes auf, so würde das frühere Verhältniss der Attractionen der Molecülcomplexe unter einander zu ihrer Wasseranziehung sich herstellen; der grosse Complex würde in die Anzahl kleinerer sich zerklüften, aus denen er zusammentrat. — Die dauernde Steigerung des Quellungsvermögens von Membranen kann gedacht werden als vermittelt durch die während eines sehr kurzen Zeitraums innerhalb einer Masseneinheit der Membran erfolgende beträchtliche Zunahme der Zahl und Ab-

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 345. 2) Derselbe a. a. O. p. 351.

Digitized by Google

nahme der Grösse der festen Molecülcomplexe; durch die Zerklüftung der Substanzkerne in kleinere, eine Zerklüftung die bei dem Aufquellen von Membranen zu Gallerte sehr weit gehen würde; die periodischen Aenderungen des Expansionsstrebens von Membranen als beruhend (bei der Zunahme) auf eben solcher Zerklüftung und (bei der Abnahme) auf dem Zusammentreten kleiner Substanzkerne zu grösseren. Die Zerklüftung kann beruhen auf einer Aenderung der Anordnung der Molecüle der nächsten Bestandtheile der sehr complexen organischen Substanz der Membran; einer Aenderung der chemischen Eigenschaften aber nicht der procentischen Zusammensetzung, dem Uebergange in einen isomeren Zustand der nämlichen Verbindung. Freilich fehlt zur Zeit jede sichere Kunde über die Ursachen, welche diese supponirte Mechanik des Vorgangs bedingen mögen.

Dasselbe gilt von der Verknüpfung der Nägeli'schen Vorstellung von der Structur organisirter Körper mit den bekannten Erscheinungen ihres Wachsthums. Mit einem ungemeinen Aufwande von Scharfsinn und Arbeit ist von Nägeli selbst eine, die nächstliegende der Möglichkeiten dieser Verknüpfung entwickelt worden[1]; es sei versucht, seinen Gedankengang im Hauptumrisse kurz wieder zu geben.

Die wachsende Zellmembran erhält das Material zu ihrer Massenzunahme in Form einer wässerigen Lösung. In flüssiger Form kommt der Stoff für die Vergrösserung nach irgend einer Richtung den Zellmembranen zu, welche während des Wachsthums mit bildungsfähigem Zelleninhalte in Berührung stehen; nur in flüssiger Form kann dasselbe Material innerhalb der Substanz von Membranen zu solchen Zellwänden wandern, welche wachsen, ohne dass eine Lösung assimilationsfähiger Substanz unmittelbar ihnen angränzt. Der Unterschied zwischen dem Zustande der Lösung und dem der Imbibition von Wasser eines quellungsfähigen Körpers beruht darin, dass bei gelösten Körpern die Anziehungskraft der festen Molecüle zum Wasser mit der Entfernung nicht rascher abnimmt, als die Attraction der Molecüle zu einander. Die Molecüle erhalten in Lösungen Wasserhüllen von unbegränzter Mächtigkeit. — Die Massenzunahme der nicht löslichen Zellhaut durch das in Lösung ihr zugeführte Material ist denkbar nur unter der Voraussetzung, dass der gelöste Stoff, wenn er die Zellhaut durchtränkt, in und durch Berührung mit der Substanz derselben eine Modification der Eigenschaften seiner Molecüle, eine relative Erhöhung der Attraction derselben zu einander und zu den festen Molecularcomplexen der Zellhaut erfahre, vermöge deren er in den unlöslichen Zustand übergeht. Dies vorausgesetzt, wird es wahrscheinlich, dass zwischen und an die vorhandenen Molecülcomplexe der festen Wand neue Molecüle in folgender Weise gelagert werden können. Die wasserumhüllten Molecülcomplexe der Membran sind von einander[2] durch Räume getrennt, welche von einer imponderablen Materie (Aether) erfüllt werden. In diese Räume dringt zunächst die wässerige Lösung, welche die Membran imbibirt. Die Quellungsfähigkeit organisirter Körper, die Kraft mit welcher im Zustande unvollständiger Sättigung mit Wasser ihre festen Molecüle Wasser an sich reissen, um sich mit Wasserhüllen beträchtlicherer Mächtigkeit zu umgeben, ist grösser als die Kraft, mit welcher die Molecüle verdünnter Lösungen die g a n z e Masse des Wassers ihrer Hüllen zurückhalten. Dies gilt insbesondere von den Zellmembranen, da diese noch in hoch concentrirten Lösungen Quellungserscheinungen zeigen[3]. Die in den Zwischenräumen der

1) Pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 277 ff. — Nägeli's Auseinandersetzung bezieht sich zunächst auf das Wachsthum der Amylumkörner, und nur in zweiter Reihe auf dasjenige der Zellmembranen. Die Anordnung des Stoffes unseres Buches macht aber die Besprechung bereits an dieser Stelle nothwendig.

2) Nach der überall hier vorausgesetzten geläufigen Vorstellung der Molecularstructur der Körper.

3) Der Widerspruch, in welchem diese Erörterung mit der, S. 147 ff. gegebenen Darstellung der ersten Bildung der Zellmembran durch Ausstossung eines Theiles des Wassers aus einer

Digitized by Google

Molecülcomplexe befindliche Lösung wird dadurch auf einen höheren Grad der Concentration gebracht. Sie wird sich durch Diffusion mit der von aussen her an die Membran tretenden diluirteren Lösung ins Gleichgewicht zu setzen suchen. In dem Systeme von Wasserhüllen der Molecülcomplexe und Interstitien werden Strömungen eintreten, die sowohl auf der Anziehung von Wasser und wässerigerer Lösung durch die Molecülcomplexe aus der Interstitienflüssigkeit, als auf der Diffusion dieser mit der Lösung ausserhalb beruhen. Die Strömungen werden sich innerhalb der Interstitien am raschesten bewegen, langsamer innerhalb der Wasserhüllen. Während diese Hüllen auf das Wasser der Interstitienflüssigkeit anziehend wirken, reissen sie nothwendig auch eine Zahl der in dieser suspendirten Molecüle fester Substanz an sich. Insofern die festen Molecülcomplexe nur bestrebt sind, möglichst reines Wasser in Hüllen um sich zu sammeln, müssen die in der Lösung suspendirten Molecüle grossentheils aus der Flüssigkeit der wachsenden Hüllen wieder ausgestossen werden. Ihre Bewegung muss in irgend einer Entfernung von der Aussenfläche des festen Molecülcomplexes umgekehrt werden. Es ist wahrscheinlich, dass dabei die in der Lösung suspendirten Molecüle vermöge des Gesetzes der Trägheit zum Theil die Bewegung nach der Oberfläche des Molecülcomplexes hin in dem Maasse einhalten, dass sie die Wasserhüllen desselben durchbrechen und seiner Oberfläche so sehr sich nähern, dass die — nur auf geringste Entfernungen wirkende — chemische Anziehung desselben auf sie ihre Kraft äussert. Wenn ein Substanzatom (eines der in der Lösung suspendirten Molecüle) mit solcher Kraft gegen ein (complexes) Molecül sich bewegt, und so weit in dessen Wasserhülle eindringt, dass es bis in den Bereich der chemischen Verwandtschaft kommt, so lagert es sich an dasselbe an. Das geschieht mit um so geringerer Schwierigkeit, je dünner die Wasserschicht ist, und je mehr sie unter einem rechten Winkel von der Bewegung getroffen wird[1]). Angenommen, die Molecülcomplexe seien bei ihrer Entstehung kugelig, so wird ihr Wachsthum nach der Richtung hin begünstigt sein, von welcher her der wachsenden Membran die Ernährungsflüssigkeit vorwiegend oder ausschliesslich zuströmt. Denn die Einzelmolecüle der gelösten Substanz werden am öftersten in dieser Richtung und in der gerade entgegengesetzten senkrecht auf die Wasserhüllen der Complexe auftreffen; am öftersten hier in diese Hüllen soweit eindringen, um der Anziehung der festen Masse zu unterliegen. Die Complexe wachsen am stärksten an den beiden Polen, namentlich an dem der zuströmenden Ernährungsflüssigkeit zugekehrteren. Sie werden ellipsoidisch; und damit wird auch ihre Wasserhülle an den Polen minder mächtig: ein neuer Grund um dessentwillen die Molecülcomplexe an den Polen mehr Masse anlagern als an den Seitenflächen. An den Seitenflächen selbst würde die Einlagerung neuer Masse da begünstigt sein, wo weitere Interstitien den Molecülcomplexen angränzen. So würden die Molecülcomplexe allmälig

Schicht flüssiger Substanz steht, ist ein nur scheinbarer. Allerdings wäre es widersinnig sich vorstellen zu wollen, dass die Membran erhärte durch Verringerung ihres Vermögens, wässerige Flüssigkeit zurückzuhalten, und dass sie doch weiterhin, unter übrigens gleichbleibenden Verhältnissen, die Fähigkeit Flüssigkeit an sich zu ziehen in erhöhtem Maasse erlangen sollten. Allein es bleiben die Verhältnisse nicht die gleichen. Die Substanzen, welche der Zellwand im Momente ihrer Entstehung angränzen, besitzen selbst eine hohe Anziehung für Wasser. Hier ist im Zelleninhalte eine relativ grössere Menge imbibitionsfähiger Stoffe, sind gelöste Stoffe in höherer Concentration enthalten, als in den Theilen der Pflanze, in welchen das Flächen- oder Dickenwachsthum der Zellenwände energisch wird. Die Zellhaut wird leichter einen Theil des Wassers der Hüllen ihrer Molecülcomplexe abgeben, wenn eine wasserentziehende Lösung mit ihr in Berührung steht, als wenn reichliche Wasserzufuhr ihr dargeboten ist. Eine Membran, die während und unmittelbar nach ihrer Bildung Wasser an das ihr angränzende Protoplasma abgab, kann auch ohne Aenderung ihrer Molecularconstitution Wasser oder wässerige Lösung wieder aufnehmen, wenn jenes Protoplasma wasserreicher wird. Eine derartige Aenderung tritt aber, nach Anlegung neuer Zellwände, ganz allgemein ein: sei es durch das Wandern des Protoplasma bei dem Vorrücken der Vegetationspunkte (oder der Verschiebung der Bildungsstätten neuer Zellwände in einzelligen Organismen), sei es durch die endosmotische Wasseranziehung (bei Ausdehnung der wenn auch zunächst nur passiv gedehnten Wand) des Inhalts junger Zellen.

1) Nägeli a. a. O. p. 359.

Digitized by Google

gestreckt, prismatisch werden müssen, und parallel der Richtung des Stromes der Ernährungsflüssigkeit würden sie das meiste Wasser zwischen sich einlagern. Erfolgt das Zuströmen der Ernährungsflüssigkeit mit besonderer Intensität in mehreren, innerhalb derselben Ebene liegenden Richtungen, so würden sich die Molecülcomplexe zu eckigen Tafeln auszubilden haben, deren grösste Flächen jener Ebene parallel wären. Die den Interstitialräumen zugekehrten Ecken der polyedrischen Molecülcomplexe sind durch die Fortdauer der gleichen Ursachen auch ferner in der Massenzunahme begünstigt. So verengen sich die Interstitienräume noch mehr und mehr[1]).

Die Grössezunahme der Molecülcomplexe wird dadurch endlich begränzt. »Auf ihre Vergrösserung haben besonders zwei Verhältnisse Einfluss, die Mächtigkeit der Wasserhüllen und die Bewegung der Lösungsflüssigkeit. Was die erstere betrifft, so ist sie der Zunahme um so günstiger, je grösser die Molecüle werden. Was die letzteren anlangt, so erfolgt die Vergrösserung um so weniger, je langsamer sie wird, und je mehr die Richtnngen, in welcher die Atome (Einzelmolecüle) sich bewegen, mit der Oberfläche der Wasserhüllen parallel laufen. . . . Je mehr die Molecüle (-complexe) sich zu ineinandergreifenden Polyedern oder Prismen umbilden, desto mehr müssen die Interstitien die Form von gleichweiten Kanälen annehmen, in denen die Strömung mehr und mehr regelmässig und der Oberfläche parallel wird. Ein Wachsthum der Molecüle (-complexe) kann jetzt nicht mehr, oder nur in unendlich geringem Maasse statthaben, so lange nicht auf irgend eine Art eine Veränderung in der Stellung der Molecüle eintritt«[2]).

Wenn durch die Strömungen der ernährenden Lösung in den Interstitien der Molecülcomplexe zwei in der Lösungsflüssigkeit suspendirte Einzelmolecüle einander so genähert werden, dass die chemische Affinität zwischen ihnen wirksam wird, — etwa in der Weise, dass sie mit Heftigkeit aneinander prallen, und die festen Massen dem Gesetz der Trägheit folgend beiderseits tief in die dicken Wasserhüllen eindringen — so werden sie sich zu einer einzigen Masse vereinigen. Damit wäre der Anfang der Bildung eines neuen Molecülcomplexes gegeben. Mit diesem Anfang eines Molecülcomplexes würden freie Einzelmolecüle bei Wiederkehr ähnlicher Gelegenheit leichter sich vereinigen, als unter einander. Die sogleich von einer Wasserhülle umgebenen kleinen Molecülecomplexe würden sich vergrössern, während sie zunächst noch wie die Einzelmolecüle von der Strömung fortgeführt würden. »Sie würden sich so lange mit der Flüssigkeit bewegen bis die Reibung ihrer Hüllen auf den Hüllen der die Interstitialräume begränzenden Molecüle (-complexe) hinreichend gross geworden ist.« Für diese B i l d u n g neuer Molecülcomplexe würden — gleiche Concentration der ernährenden Flüssigkeit vorausgesetzt — die günstigsten Verhältnisse da obwalten, wo die Strömungen in den Interstitialräumen am lebhaftesten und in den verschiedensten Richtungen thätig sind; für ihre E i n l a g e r u n g dagegen da, wo die Strömnng am langsamsten, oder die Interstitialräume am engsten sind. Enge der Interstitialräume hedingt aber Steigerung der Stromgeschwindigkeit. Eine mittlere Weite der Interstitien würde der Einlagerung am förderlichsten sein. Die Bildung neuer Molecülcomplexe wird vorzugsweise an Einmündungsstellen verschieden gerichteter Interstitialräume verschiedener Weite in einander, ihre Einlagerung aber vorzugsweise an den Gränzen von Gruppen grösserer Molecülcomplexe mit engeren Interstitialräumen arfolgen[3]).

Wächst eine der Wandfläche parallele Schicht von Molecülcomplexen durch Einlagerung neuer Theilchen stärker in tangentaler Richtung, als eine andere ihr angränzende Schicht, so tritt zwischen den Schichten das Streben zur Trennung von einander, und da die Trennung durch Cohäsion verhindert ist, eine Spannung ein, welche sich zunächst in der Erweiterung der Interstitien an der Gränze beider Schichten äussern mnss. Neue Substanzkerne würden dann nicht in die verengerten Interstitien der gewachsenen Schicht, sondern in die erweiterten Räume neben dieselben eingelagert werden. Indem die hier eingelagerten Molecülcomplexe wachsen, würden sie eine Dehnung auf die angränzende zuvor gewachsene Schicht üben. Dadurch würden die Interstitialräume derselben wieder erweitert, und so ihr ferneres Wachsthum

1) Nägeli a. a. O. p. 361. 2) Derselbe a. a. O. p. 362.
3) Nägeli a. a. O. p. 358, 363.

ermöglicht. Einlagerung neuer, und Wachsthum der vorhandenen Molecülcomplexe ständen somit in nothwendiger steter Abwechslung unter einander[1]). Ein Streifen der Membran, innerhalb dessen gesteigertes Flächenwachsthum seiner Längsrichtung nach erfolgt, wird ebenso auf die Interstitien der seitlich ihm angränzenden Molecülcomplexe einwirken. So werden zwischen je zwei ungleich wachsende dichtere Lamellen oder Streifen minder dichtere eingelagert.

Die Vorgänge der Nägeli'schen Theorie liegen auf der Hand: ihre Einfachheit, ihre Folgerichtigkeit, ihre Anwendbarkeit auf viele Fälle. Es sei insbesondere hervorgehoben, dass die Theorie mit zweien der wesentlichsten Erfahrungen über die sichtbare feinere Structur der Zellhaut übereinstimmt: mit dem Auftreten der Schichtung als der Einschaltung von Lamellen geringeren Lichtbrechungsvermögens zwischen stärkerlichtbrechende im Innern von Membranen, welche zuvor auf dem Durchschnitt homogen sich darstellten (S. 192); und mit der Bevorzugung des Wachsthums dichterer, wasserärmerer Parthieen derselben Membran (S. 177). Doch möge nicht ausser Acht gelassen werden, dass eine Vorstellung, die begreiflich gemacht wurde, damit noch nicht bewiesen ist. Noch andere Möglichkeiten der Art des Wachsthums der Zellhäute liegen vor. Eine sei hervorgehoben, welche von der durch Nägeli entwickelten allerdings nur in einem Nebenpunkte abweicht. Die Erscheinungen plötzlicher Steigerung des Aufquellungsvermögens von Zellhäuten (und anderen organisirten Körpern) durch äussere Einflüsse bedingen, dass rasches plötzliches Zerfallen der Molecülcomplexe überhaupt als möglich, und dass die Molecularconstitution derselben so gedacht werden, dass sein Eintreten zulässig ist (S. 354). Die Attraction der Einzelmolecüle aufeinander muss Modificationen unterliegen können, vermöge deren sie zu kleineren Gruppen sich ordnen, zwischen welchen, zuvor cohärirenden, Wasserschichten aus je zwei Wasserhüllen bestehend, eingeschoben werden. Aenderung der chemischen Constitution setzt eine Aenderung der Anordnung, eine Verschiebung der Einzelmolecüle voraus, und auf solche Verschiebung kann das Zerfallen der complexen Molecüle in kleinere bei Eintritt plötzlicher Steigerung des Quellungsvermögens zurückgeführt werden. Es wird anzunehmen sein, dass dann neue Mittelpunkte der Anziehung auftreten, und dass um jeden dieser ein Theil der Masse sich gruppirt, so dass der bisherige Zusammenhang der Gruppen von kleinsten Theilchen der Substanz gelöst wird. Die Modification der chemischen Eigenschaften braucht dazu eine nur sehr geringe zu sein; es ist nicht nöthig, dass sie auf die procentige Zusammensetzung aus Grundstoffen sich erstrecke. Solche Aenderungen der chemischen Eigenschaften sind in vielen der betreffenden Fälle nachweislich vorhanden. Andrerseits ist es eine unbestreitbare Thatsache weitester Verbreitung, dass während des Wachsens einer Zellhaut deren chemische Zusammensetzung in einzelnen Theilen (Schichten, Flächen, Streifen) sich ändert, oft sehr bedeutend sich ändert. Es wird gestattet sein, an diese Erwägungen den Hinweis zu knüpfen, dass auch die Zerklüftung von nach bevorzugten Richtungen stark gewachsenen Molecülcomplexen in mehrere verursacht werden möge durch eine geringe Modification der chemischen Constitution ihrer Masse, welche Modification während des Wachsthums des Molecülcomplexes in bestimmten, specifisch verschiedenen Fristen wechselnd eintrete; — und dass auf solcher Zerklüftung der bei dem Festwerden der Membran angelegten Molecülcomplexe allein die Zunahme der Zahl solcher Complexe innerhalb der Wand beruhen könne. Diese Zerklüftung würde ganz vorzugsweise in den Richtungen des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Molecülcomplexe und somit der Zellwand selbst erfolgen. Das Wachsthum einer Membran würde nur so lange mit Energie stattfinden, als in Moleculcomplexen derselben die Modificationen chemischer Zusammensetzung eintreten, welche deren Zerklüftung ermöglicht.

Diese Hypothese ändert nichts an den Grundzügen der Nägeli'schen Theorie. Die festen Substanzkerne der Zellhaut bleiben als für Wasser undurchdringlich gedacht; ihre Einzelmolecüle als unverschiebbar gegen einander, so lange die chemische Constitution ihrer Masse sich nicht ändert. Sie können durch Apposition neuer Einzelmolecüle unbehindert bis zu denjenigen Dimensionen wachsen, bei welchen der Nägeli'schen Theorie nach durch Steigerung der Attraction der Molecülcomplexe zu einander die Interstitialräume so sehr verengert werden, dass

1) Nägeli a. a. O. 365, 369.

die Moglichkeit der Apposition neuer Einzelmolecüle an die Aussenfläche der vorhandenen Complexe eufhört. Wenn aber die chemische Zusammensetzung eines bestehenden Molecülcomplexes von anisodiametrischer Gestalt sich in der Art ändert, dass der eus der Modification hervorgehende neue Körper seiner Natur nach die Einzelmolecüle zu kleineren Complexen zusammentreten lässt, so zerfällt der grosse Complex in kleinere, und im Allgemeinen in der Richtung seiner grösseren Durchmesser in zahlreichere. Die Möglichkeit des Wachsthums dieser kleineren Complexe durch Apposition in der Ernährungsflüssigkeit gelöster Einzelmolecüle ist nicht ausgeschlossen. Die Membran kann auch, wenn die Zahl der in ihr enthaltenen Molecülcomplexe fortan constant bleibt, bis zu einem gewissen Grade nach allen Richtungen wachsen. Intensiv und dauernd würde aber ihr Wachsthum nur dann sein, wenn die Modificationen der chemischen Zusammensetzung öfters wiederholt der Art mit einander wechseln, dass auf den Eintritt einer Aenderung, welche das Zerfallen in kleinere Complexe, die Steigerung des Wassergehalts einer Masseneinheit bewirkt, früher oder später eine solche Modification folgt, welche die Anziehung zwischen Molecülecomplexen und Wasser mindert, dass darauf eine zweite Zerklüftung der inzwischen gewachsenen Molecülcomplexe in kleinere stattfindet und so fort. Diese Modificationen könnten ebenso gut sehr allmälig, als plötzlich, ebenso gut in der ganzen Masse der Membran, els in einzelnen Schichten, oder en einzelnen Theilen der Fläche derselben vor sich gehen: — in den letzteren Fällen ein centripetales oder centrifugales Dickenwachsthum oder ein örtliches Flächenwachsthum bewirkend. Das thatsächliche Vorkommen periodisch wechselnder Aenderungen der chemischen Beschaffenheit jüngerer und wachsender Zellhäute oder Zellhauttheile ist aber von vorn herein höchst wahrscheinlich. Das Gleichgewicht ihrer Molecüle ist ein sehr labiles, viel leichter durch äussere Einwirkungen gestört, els das ausgebildeter, nicht mehr wachsender. Periodische Schwenkungen des Wassergehalts, des Turgor, der Permeabilität der lebenden Zellhäute sind im weitesten Umfange nachgewiesen. — Es schliesst diese Vorstellung derjenigen sich an, welche oben (S. 144) über die (specifisch verschiedene) Begränztheit der Massenzunahme zusammenhängender Ballen eines jeden Protoplasma besonderer Art ausgesprochen wurde, sie findet eine weitere Analogie in der Vermehrung der Zahl, der Begränztheit des Wachsthums der Chlorophyllkörper (vergl. § 40). Sie erscheint einfacher, als diejenige der absoluten Neubildung der einzulagernden Molecülcomplexe, da sie die Erscheinungen des Wachseus und des durch äussere Einflüsse gesteigerten Aufquellens euf eine und dieselbe hypothetische nächste Ursache zurückführt. Und sie scheint mit einer Reihe von Erfahrungen noch besser zu stimmen, als jene. Der sichtbare Ausdruck der Differenzirung der Zellhaut in Theile grösseren und geringeren Wassergehalts, ihrer Schichtung und ihrer Streifung, zeigtdie grösste Regelmässigkeit, welche auf die strengste Regelmässigkeit auch der Anordnung der nicht sichtbaren Substanzkerne in Reihen und Schichten schliessen lässt; — eine Regelmässigkeit die bei der Annahme der Einlagerung völlig neu gebildeter Molecülcomplexe nur durch die Hülfshypothese der Locomotion derselben durch die Stromungen der ernährenden Lösung, und auch durch diese nur schwierig sich erklären lässt. — Die Membranen sehr vieler Zellen zeigen in der Jugend ein beträchtliches Flächenwachsthum, nach dessen Beendigung erst Dickenwachsthum eintritt. Die jeder dieser Wachsthumsrichtungen günstigste Lage der Molecülcomplexe ist die, bei welcher der grösste Durchmesser mit der Wachsthumsrichtung zusammenfällt. Der Eintritt intensiven Dickenwachsthums nach dem Aufhören des bis dahin sehr lebhaften Flächenwachsthums bedingt eine Aenderung der Form der Molecülcomplexe (eine Aenderung, welche auf die Doppeltbrechung der Membran keinen wesentlich modificirenden Einfluss zu haben braucht noch hat). Die Gestaltänderung erklärt sich leicht aus Zerklüftung in kleinere Complexe bestimmter Form; anders schwer. — Das Wachsthum jeder Ortseinheit einer Membran ist erfahrungsmässig begränzt. Die wachsenden Stellen sind in stetem Vorrücken begriffen: bei dem Wachsthum senkrecht zur Membranfläche entweder nach dem Mittelpunkt der Zelle hin (centripetales Dickenwachsthum), oder entgegengesetzt (centrifugales Dickenwachsthum). Bei dem Flächenwachsthum, dem Spitzenwachsthum wie dem Intercaleren erlischt die Zunahme der Ausdehnung successiv in den Stellen der wachsenden Membran, welche in den Ruhezustand übergehen,

Digitized by Google

während es an anderen andauert. Die Begränzung solchen Flächen- und Dickenwachsthums einer Zelle auf bestimmte Regionen ist eine der verbreitetsten Erscheinungen. Sie begreift sich schwer bei der Annahme, dass allein von der Richtung der Ströme der imbibirten Ernährungsflüssigkeit zu den Substanzkernen der Membran die Bildung neuer Substanzkerne, somit das intensive Wachsthum abhänge. Wird zugegeben, dass das Aufhören der periodischen, geringfügigen, wechselnden Aenderung der chemischen Beschaffenheit, welches die Zerklüftung der Molecülcomplexe ermöglicht, in denselben Richtungen vorschreite, in denen die Verschiebungen der wachsenden Stellen der Membran erfolgen, so hat die Versinnlichung des Vorgangs keine Schwierigkeit.

Möge die Vermehrung der Molecülcomplexe einer Zellmembran nur durch Zerklüftung vorhandener, oder nur durch Einlagerung neugebildeter erfolgen: in beiden Fällen wird anzunehmen sein, dass die wachsende Membran leichter im Innern an Masse zunehme, als an der Aussenfläche, oder selbst an der dem Zelleninhalt zugewendeten Innenfläche. »Da im Innern die Molecularkräfte energischer wirken müssen als an der Oberfläche, so sind dort die Bedingungen für die Bildung fester Substanz schneller erfüllt als hier, und es werden daher viel eher Einlagerungen als Auflagerungen statt finden. Durch die Diffusionsströme, welche fortwährend gelöste Substanz in die Membran hineinführen, bleiben dort die Bedingungen für Membranbildung immer günstiger; dazu wirkt auch der Umstand, dass der protoplasmatische Wandbeleg durch den grösseren Druck der Zellflüssigkeit gegen die Wand gepresst, und die von demselben ausgeschiedene Lösung zum Theil schon mechanisch in der Wand hineingeführt wird«[1]).

Die Folgen des im Innern rascheren Verlaufs des Wachsthums können im Flächenwachsthum der Membranen nur wenig hervortreten. Die intensiv in Richtung der Fläche wachsenden Membranen sind allerwärts dünn. Die stärkere Massenzunahme des Inneren versetzt die beiderseitig oberflächlichen Schichten der Membran in passive Dehnung. Dadurch werden die Interstitialräume gewaltsam erweitert, das Wachsthum und die Vermehrung der Molecülcomplexe auch in den Aussenschichten begünstigt, der Unterschied der Verhältnisse in hohem Grade ausgeglichen. Eine Erscheinung darf indess als ein Ausdruck jener Beziehungen betrachtet werden: in solchen Mittellamellen von Membranen, die in Richtung parallel ihren Flächen ungleich aufquellen, so dass wasserreichere und wasserärmere Parallelstreifen von einander sich trennen (vgl. S. 206), wird die Zahl der wasserärmeren Bänder dadurch gemehrt, dass die vorhandenen durch starkes, bis zur Verflüssigung gehendes Aufquellen von Mittelstreifen sich spalten. Zweifelsohne ist diese Erscheinung darauf zurückzuführen, dass bei dem Flächenwachsthume der Membran zwischen Reihen von Gruppen grösserer Molecülcomplexe mit wenig mächtigen Wasserhüllen solche Reihen aus kleineren Complexen sich einschieben, welche durch die Verbindung mit den minder gewachsenen äussersten und innersten Lamellen der Membran an der freien Ausdehnung, an der Erlangung der vollen Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen gehindert waren. Es ist nicht thunlich, ein derartiges Verhältniss auch an den geeignetest beschaffenen Zellen, z. B. wachsenden Zellen von Cladophora fracta, während des Wachsthums direct zu constatiren, da die Streifung der Membranen derselben erst nach der Verdickung deutlich hervortritt, welche auf die Vollendung des Flachenwachsthums folgt. Dass aber ein ähnliches Verhalten auch hier und bei anderen grosszelligen Algen besteht, darauf weiset das häufige Vorkommen eines welligen Verlaufes mittlerer Schichten hin. — Bei dem Dickenwachsthum der Membranen dagegen wird das raschere Wachsen des Inneren in der allgemein verbreiteten Erscheinung deutlich, dass die mittleren Massen der Wand wasserreicher, aus kleineren, im allgemeinen jüngeren, Molecülcomplexen zusammengesetzt sind, als die Innen- und Aussenflächen. Differenzirt sich die Substanz der Membran in optisch unterscheidbare Schichten verschiedenen Wassergehalts, so sind wasserreichere in der Regel zwischen wasserärmere, dichtere, stärker lichtbrechende Lamellen eingeschlossen (S. 192, 358).

Aus dem in verschiedenen Schichten der Membran ungleichen Flächen- und Dickenwachs-

1) Nägeli a. a. O. p. 328.

Digitized by Google

thum resultirt die ihr eigene Spannung. Sie ist in mehreren Fällen ein etwas verwickeltes Verhältniss. Mittlere Schichten der Membran sind in starker Expansion begriffen; nicht nur die äusserste sondern auch die dünne allerinnerste Lamelle sind passiv gedehnt. Für gewöhnlich ist die passive Dehnung der innersten, dem Zelleninhalt angränzenden Lamelle eine sehr geringe, so dass sie bei der Darlegung der thatsächlichen Spannungsverhältnisse (§ 32) vernachlässigt werden konnte. Ein isolirtes Membranstück krümmt sich an der Innenfläche convex; es ist die Elasticität der Membranlamelle der Aussenfläche, welche diese Formänderung bestimmt. Die Lamelle der Innenfläche hatte noch nicht das Maximum der Dehnung erreicht, welche die Expansion der Mittelschichten auf sie zu üben vermag. Sie wird nach Aufhebung des Zusammenhanges der ganzen Zellhaut noch etwas weiter gedehnt; an der ihr angränzenden Fläche nehmen die expansiven Schichten an Ausdehnung noch zu. Aber Andeutungen ihrer passiven Dehnung ergeben sich namentlich aus der Faltung durch das Quellen der mittleren Membranschichten und den verwandten Erscheinungen (S. 228).

Digitized by Google

Vierter Abschnitt.

Geformte Inhaltskörper der Zelle.

§ 41.

Chlorophyllkörper und verwandte Bildungen.

Aus dem lebenden Protoplasma werden vielfältig bestimmt geformte Massen festerer Substanz ausgeschieden. Von diesen im Protoplasma der Zellen entstehenden geformten Inhaltskörpern besitzen noch zweierlei, ausser den S. 77 besprochenen Zellenkernen, bei weitester Verbreitung und entscheidender Bedeutung für die Lebensthätigkeit der Pflanze, eine eigenartige Structur, eine Organisation und mit ihr das Vermögen selbstständiger Vermehrung: die Chlorophyllkörper und die Amylumkörner. Beide werden, soweit die sichere Beobachtung reicht, nur innerhalb solcher Zellen gebildet, die von elastischen Zellhäuten umschlossen sind, nicht in Primordialzellen und in nackten Protoplasmamassen[1].

Der Stoff, welcher pflanzlichen Geweben die rein grüne Färbung verleiht, kommt nicht anders vor, als gebunden an umgränzte, von dem dünnflüssigen Inhalt geschiedene Massen einer halbweichen, gallertartigen Substanz von den Eigenschaften eines wenig wasserhaltenden Protoplasmas, diese durchdringend, und durch bestimmte Lösungsmittel (Alkohol, Aether z. B.) aus denselben ohne wesentliche Aenderung ihrer Gestalt ausziehbar. Die umgränzten grüngefärbten Massen werden als Chlorophyllkörper, Chlorophyllkörner, der ausziehbare farbige Körper als Farbstoff des Chlorophylls bezeichnet.

Formen des Chlorophylls. Die Entwickelung der in mannichfaltigen Formen auftretenden Chlorophyllkörper lässt sich unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt bringen: zur Bildung des Chlorophylls ist es erforderlich, »dass sich grüner Farbstoff in einer Zelle bildet und mit einer Masse von Proteïnsubstanz (protoplasmatische Substanz) in Verbindung tritt, möge die letztere gestaltet sein wie sie will«[2]. Bei einigen Gewächsen einfachsten Baues fällt die protoplasmatische Grundmasse des Chlorophylls beinahe zusammen mit der des protoplas-

1) Möglich, dass dieser Satz in Zukunft Einschränkungen erleiden wird. Es giebt grüne, chlorophyllhaltige Amoeben; sie kommen auf feuchter Erde nicht selten vor. Ob sie zum Entwickelungskreise eines vegetabilischen Organismus gehören, weiss ich nicht.

2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108.

Digitized by Google

matischen Zelleninhalts überhaupt. Der gesammte Wandbeleg der Zelle ist grün gefärbt, die dünne peripherische und die der centralen Vacuole der Zelle angränzende Hautschicht ausgenommen; diese und die Vacuolenflüssigkeit allein sind farblos z. B. bei manchen einzelligen Algen wie Pleurococcus, in den Gonidien vieler Flechten. Von der grünen Färbung ausgeschlossen ist ferner nur ein kleiner, in der Gegend der Anheftung der bewegenden Wimpern gelegener, scharf umgränzter Theil dieses Protoplasma bei den Schwärmsporen vieler Algen, z. B. Tetraspora, Tachygonium, Draparnaldia, Oedogonium. Die Fadenalgen mit so beschaffenen Schwärmsporen lassen beim Heranwachsen der keimenden Sporen zur Cylindergestalt deutlicher eine Sonderung des protoplasmatischen Wandbeleges in eine dichtero, den Seitenflächen der Zellen anliegende, grün gefärbte Parthie von Form eines Cylindermantels, und einen diese Chlorophyllmasse einschliessenden, den Seitenflächen zunächst und den Endflächen ausschliesslich anliegenden Wandbeleg aus ungefärbtem, körnigen, wasserreicheren Protoplasma hervortreten, indem der Chlorophyllkörper dem Wachsthum der Zellhaut und des farblosen Wandbelegs nicht Schritt hält: so die kurzen Zellen der jüngeren und letzten Sprossen und Zweige von Draparnaldien, die Zellen der kleineren Oedogonien. Wird der Zelleninhalt derselben contrahirt, so erscheint er in Form eines gestreckten Ellipsoïds, dessen Pole farblos sind, und dessen Mittelgegend von einem breiten grünen Gürtel eingenommen wird. Ueberschreitet das Maass des Längenwachsthums solcher Zellen dasjenige ihrer gürtelförmigen Chlorophyllmassen, so beschränkt sich die Ausdehnung der grünen Zone auf die Mittelregion der Seitenwände, deren obere und untere Strecken dann von farblosem Protoplasma überzogen sind. So in den grösseren Zellen der Hauptauszweigungen der Draparnaldien, in den Gliederzellen erwachsener Fäden der Ulothrix zonata. In den Zellen der Fadenalgen Sphaeroplea annulina ordnen sich die Chlorophyllmassen zu einer langen Reihe von Quergürteln, welche (sehr häufig wenigstens) von einander durch ziemlich breite Zonen farblosen protoplasmatischen Wandbelegs getrennt werden, die dagegen jeder nach der Achse der Zelle hin zu einer dünnen Platte aus Chlorophyllmasse entwickelt sind, welche als Diaphragma den Raum der Zelle quer durchsetzt.

In den Zellen der zur Gruppe der Conjugaten gehörigen chlorophyllhaltigen Algen haben die Chlorophyllmassen die Form platten- oder bandförmiger, von dem minder dichten farblosen Protoplasma scharf gesonderter Körper sehr mannichfaltiger Gestalt: schraubenlinig gewundener nach der Zellenachse hin convex gekrümmter Bänder, deren Mittellinie häufig eine schmale, in den Zellraum vorspringende Platte rechtwinklig aufgesetzt ist bei den Spirogyren u. s. w.; zu mehreren radial um die Achse der Zelle gestellter und in dieser Achse zu einer Masse zusammentretender Platten bei Penium, Closterium (in letzterer Gattung sind die Platten schwach um die Achse der Zelle gedreht), gebogener, in einem Punkte in jeder Zellhälfte vereinigter Platten bei Cosmarien, Staurastren u. s. w. [1]). In den Desmidiaceen mit in der Mitte tief eingeschnürten oder sehr lang gestreckten Zellen (Micrasterias, Cosmarium, Closterium, vielen Arten von Penium) sind die Chlorophyllmassen im Aequator der Zelle durch einen farblosen Raum unter-

1) Wegen der sehr mannichfaltigen Einzelnheiten siehe Nägeli, einzell. Algen p. 41, de Bary, Conjugaten, p. 40.

Digitized by Google

brochen, somit mindestens zwei in jeder Zelle vorhanden; — ähnlich bei den Mougeotien. Dieses Vorkommen bildet den Uebergang zu dem Auftreten mehrerer Chlorophyllkörper in jeder Zelle, welches neben sphäroïdaler, meist linsenartiger Form dieser Körper für die complicirter gebauten Gewächse, von den höheren Algen an aufwärts, typisch ist, und nur in den Moosgattungen Anthoceros [1]) und Nothothylas [2]) insofern eine Ausnahme erleidet, als hier jede vegetative Zelle nur einen, dafür ungewöhnlich grossen Chlorophyllkörper enthält.

Entwickelung der Chlorophyllkörper. Das Ergrünen der protoplasmatischen Grundmasse neu entstehender Chlorophyllkörper fällt meistens zusammen mit der Differenzirung derselben von dem minder dichten farblos bleibenden Protoplasma; in manchen Fällen folgt es derselben. Die Sonderung jener Grundmasse erfolgt meist der Art, dass sie zunächst einen zusammenhängenden Körper darstellt, welcher sich weiterhin in eine Anzahl kleiner zerklüftet; seltener sondern sich gleich bei der ersten Differenzirung von Chlorophyllkörpern und Protoplasma simultan oder successiv eine Anzahl der ersteren von diesem.

Die weitaus häufigste Form der Neubildung des Chlorophylls stellt sich bei Algen, Muscineen und Gefässpflanzen der Art dar, dass im protoplasmatischen Wandbeleg einer vacuolenhaltigen Zelle eine relativ dicke, über den ganzen Wandbeleg oder nur einen Theil derselben verbreitete Schicht dichterer Substanz auftritt, welche beiderseits von einer dünnen Lage minder dichten, farblos bleibenden Protoplasmas bekleidet ist [3]). Jene Schicht nimmt entweder sofort nach ihrer Differenzirung grüne Farbe an, und zerklüftet sich sodann, an Masse abnehmend (zweifelsohne vermittelst Ausstossung von Wasser ihr Volumen verringernd) in eine Anzahl kleinerer zunächst polygonaler, weiterhin sphäroïdal werdender Massen [4]). So z. B. in Blättern von Lilium candidum, Solanum tuberosum bei vollständiger oder nahezu vollständiger Auskleidung der Zelle durch die zusammenhängende grüne Schicht [5]), bei nur theilweiser Verbreitung über die Innenwand u. A. in Blättern von Fissidens bryoïdes [6]), Vanilla planifolia, Calla palustris [7]). Im letztern Falle hat die ergrünende Masse häufig die Form eines sehr abgeplatteten Sphäroïds. Sie findet sich stets in der massenhaftesten Anhäufung des Protoplasma, und da diese in der Regel den Kern der Zelle einhüllt, so umschliesst die ergrünende Masse den Zellenkern, oder liegt ihm dicht an. Zerfällt sie in mehrere Körner, so sind diese in der nächsten Nachbarschaft des Zellkerns angehäuft [8]). — Besonders rein und anschaulich tritt diese erste Form der Bildung von Chlorophyllkörpern in der Entwickelung der durch und durch grün gefärbten, somit den Chlorophyllkörpern wesentlich ähnlichen secundären und tertiären Zellkerne der Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis hervor. In den von den Schwesterzellen vor Kurzem frei gewordenen solchen Zellen bildet sich innerhalb der Anhäufung farblosen Protoplasmas, welche den centralen primären Zellkern umgiebt und von der aus Strömungsfäden strahlig zur Zellwand verlaufen, eine dichtere Protoplasmamasse von unbestimmter Form, die einen Theil des Kerns schalig umgiebt und eine intensiv grüne Farbe annimmt. Dann sondert sich diese Masse in zwei Hälften, zunächst noch jede von unregelmässigem Umriss, die erst

1) Hofmeister, vergl. Unters., p. 8. 2) Milde in Bot. Z. 1859, Tf. 1.

3) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, p. 205. Sachs in Flora 1862, p. 137, 163.

4) Mehrere Beobachter nehmen an, dass Chlorophyllkörner durch gegenseitigen Druck polygonal werden können. Mir ist keine Thatsache bekannt, die darauf hinwiese. Sehr häufig aber findet man polygonale Chlorophyllkörner durch ziemlich weite Interstitien getrennt, so in Prothallien von Polypodiaceen.

5) Gris a. a. O. p. 191. 6) Hofmeister, vergl. Unters., p. 64. 7) Gris a. a. O. p. 188.

8) Aus dieser weit verbreiteten Erscheinung und der ihr verwandten des simultanen Auftretens mehrerer Chlorophyllkörner in der den Zellkern einhüllenden Protoplasmaanhäufung zog Gris (a. a. O.) den nicht haltbaren Schluss, dass die Chlorophyllkörper von dem Zellenkern abstammten, von ihm emanirten.

Digitized by Google

nach einiger Zeit zu scharf umgränzten secundären Zellkernen sich abrunden. Der Bildung tertiärer Zellenkerne geht das Zerfliessen der secundären zu irregulär und matt contourirten Klumpen, und die Zerklüftung dieser Klumpen zu je zwei Massen vorauf, die wieder scharfe Umrisse und sphäroidale Gestalt annehmen[1]). Die Gestaltung des Chlorophylls bei Pleurococcus, Draparnaldia u. A. Algen (vgl. S. 363) kann als eine Hemmungsbildung der ersten, die bei Anthoceros (S. 364) als eine solche der zweiten Form des Entwickelungsganges bezeichnet werden.

Wo das Ergrünen der Chlorophyllkörper dem Zerfallen der zusammenhängenden Schicht ihrer Grundmasse folgt, oder doch erst nach diesem Zerfallen sich vollendet, treten in jener Schicht noch vor der Zerklüftung kleine Substanzparthieen abweichender Beschaffenheit hervor, welche weiterhin als Centra der sich sondernden Masse sich herausstellen. An sehr zarten Durchschnitten noch nicht grüner Blätter von Allium Cepa erkennt man im protoplasmatischen Wandbeleg der späterhin Chlorophyll führenden Zellen punktförmige, nicht scharf umschriebene Stellen abweichender Lichtbrechung, in ziemlich regelmässiger Vertheilung. Diese Stellen nehmen an Grösse zu, die zusammenhängende Schicht erscheint weiterhin in Areolen und zwischen diesen verlaufende Streifen verschiedenartiger Lichtbrechung gesondert. In eben ergrünenden Blättern finden sich an der Stelle jener Areolen polygonale, scharf begränzte, grün gefärbte Chlorophyllkörper, zwischen denen farblose protoplasmatische Substanz helle Leisten, Trennungsstreifen bildet[2]). — In der Scheitelzelle und den jüngsten Gliederzellen wachsender kräftiger Sprossen der Jungermanniee Metzgeria furcata zeigen sich im protoplasmatischen Wandbelege sehr kleine lichtgrüne Wölkchen, undeutlicher Umgränzung in Anzahl und in regelmässiger Vertheilung. In den nächst älteren Zellen der platten Stängel finden sich die allmäligsten jenen analogen Uebergänge von diesen zu linsenförmigen Chlorophyllkörpern.

Die Bildung zunächst farbloser Körner aus der Grundmasse des Chlorophylls, das nachherige Ergrünen derselben treten mit besonderer Deutlichkeit an den grösseren Formen der Algengruppe der Siphoneen hervor. Schon an rasch wachsenden Fadenspitzen von Vaucheria sessilis oder terrestris lässt sich constatiren, dass die äusserste Endigung des wachsenden Fadens von farblosem, hyalinem Protoplasma ausgefüllt ist, in welchem zunächst farblose dichtere Körner sich ausscheiden, die noch in sehr geringer Entfernung von der Fadenspitze grüne Farbe annehmen. Bei Bryopsis plumosa ist die Region des Ergrünens um mehr als das Doppelte des queren Durchmessers der Aeste und Blätter (der Achsen unbegränzter und begränzter Entwickelung) von den wachsenden Spitzen derselben rückwärts gelegen. In dem farblosen feinkörnigen Protoplasma der Endwölbungen differenziren sich, etwa $^1/_4$ des Querdurchmessers der Stämme, den Vierfachen desjenigen der jungen Blätter rückwärts von der Spitze, isodiametrische, meist kugelige, stärker lichtbrechende Massen; zuerst in der axilen Regionen, später in der peripherischen. Diese Körperchen beginnen noch im farblosen Zustande den Achsen der betreffenden Organe parallel, zu gestreckter Brodform heranzuwachsen. Dann erst ergrünen sie. Im Stammende findet man 50—80, in den Enden junger Blätter 15—30 solcher noch farbloser Chlorophyllkörper. Nach dem Grünwerden dauert das Wachsthum lebhaft fort. Erst rückwärts von dem Anfang der grün gefärbten Region der wachsenden Zellenenden bildet sich die grosse axile Vacuole der vielverzweigten Zelle aus[3]). Auch bei Caulerpa prolifera treten erst erheblich weit rückwärts von den Vegetationspunkten der Stängel und Blätter, unterhalb der Gegend, in welcher die Anlegung der spreizenden Balken aus Zellhautstoff erfolgt, im feinkörnigen Protoplasma zunächst ungefärbte, sphärische Massen dichterer protoplasmatischer Substanz auf, innerhalb eines Theiles welcher zunächst eines oder mehrere Amylumkörnchen gebildet werden, während andere ohne feste Inhaltsbildungen bleiben. In diesen letzteren tritt (in den Blättern, nicht in der Stängelspitze) weiter rückwärts grüne Färbung, oft an meh-

---

1) Nägeli, Ztschr. f. Bot. 4, p. 49 (der indess eine Theilung der primären Kerne durch Scheidewandbildung annimmt, womit meine Beobachtungen nicht stimmen); Hofmeister, vgl. Unters., p. 7. 2) Sachs in Flora 1862, p. 162.

3) Beobachtung an im Binnenlande cultivirten Exemplaren.

Digitized by Google

reren, scharf umgränzten Stellen auf[1]). — Ein weiteres leicht zu constatirendes Beispiel liefert Salvinia natans. Die Scheitel- und jüngsten Gliederzellen des Stammes und der sehr jungen Blätter enthalten, ausser dem Zellenkerne und hyalinem Protoplasma, ziemlich grobkörniges Amylum. Die Amylumkörner zerklüften sich etwas rückwärts vom Vegetationspunkte in kleinere; noch weiter rückwärts verschwinden sie. An ihrer Stelle finden sich dann linsenförmige farblose Körperchen, welche durch Iod braun gefärbt werden. Am wachsenden Stammende reicht die Amylum enthaltende Region etwa 12 Zellen, an den wachsenden Enden der vielgetheilten jungen Wasserblätter etwa 5 Zellen weit rückwärts; die Luftblätter enthalten nur in der frühesten Jugend Amylum, und auch dann nur in der Scheitel- und jüngsten Gliederzelle. Jene linsenförmigen Körper ergrünen späterhin und stellen dann Chlorophyllkörner dar; nach dem Ergrünen erst bildet sich Amylum im Innern. — Die Bildung neuer Chlorophyllkörner findet bei Salvinia in den Spitzen der Abschnitte der Wasserblätter auch dann noch statt, wenn diese der Beendigung des Wachsthums und der Zellvermehrung sich nähern. Die grossen, fort und fort durch wechselnd geneigte Wände sich theilenden Scheitelzellen der Abschnitte enthalten dann stets einige gefärbte Chlorophyllkörner, deren bei jeder neuen Theilung einige in die neue Scheitelzelle aufgenommen werden. Ausserdem werden aber neue Chlorophyllkörner gebildet, zunächst farblose, den grünen Chlorophyllkörnern gleich gestaltete, meist gestreckt brodförmige Körper, aus mit Iod sich bräunender Substanz. In den weiter rückwärts gelegenen Zellen der Wasserblätter sind sämmtliche körnige Bildungen grün gefärbt; in den jüngsten Gliederzellen finden sich Uebergangsstufen von den farblosen zu den intensiv grünen Körnern. Die Chlorophyllkörner der Haare von Salvinia entstehen durch Zerklüftung einer zusammenhängenden grünen Masse in wenigen Portionen, und vermehren sich dann noch durch Abschnürung in je zwei. Alle diese Chlorophyllkörner enthalten in der Jugend kein Amylum.

Das Ergrünen der farblosen oder gelblichen Grundmasse des Chlorophylls ist abhängig von der Einwirkung eines Lichtes bestimmter Intensität; es unterbleibt bei Lichtausschluss; es vollzieht sich unvollständig bei ungenügender Beleuchtung. Das Maass der zum Ergrünen erforderlichen Lichtintensität ist für verschiedene Pflanzen ein sehr ungleiches. Während z. B. Cerealien, Hülsenfrüchte u. v. A. des vollen Tageslichtes bedürfen, genügt eine äusserst geringe Lichtmenge zum Hervorrufen der grünen Farbe vieler Schattenpflanzen, insbesondere cryptogamischer. So entwickeln z. B. Hymenophyllum Tunbridgense, Conomitrium julianum, Vaucheria sessilis, Prothallien von Polypodiaceen lebhaft grüne neue Organe bei einer Beleuchtung, die nicht hinreicht das Lesen grober Schrift zu ermöglichen. — Eine auffallende Ausnahme von der Regel, dass bei Lichtausschluss das Chlorophyll nicht ergrünt, machen die keimenden Embryonen der Coniferen. In keimenden Samen von Pinus Pinea z. B. färben sich die Kotyledonen grün, wenn die Keimwurzel etwa 2 Ctm. Länge erreicht hat, obwohl sie ausser von dem Gewebe des Eiweisskörpers von der völlig undurchsichtigen Samenschale umhüllt sind; sie färben sich auch dann, wenn eine zollhohe Schicht Erde den Samen bedeckt[2]). — Der das Ergrünen hervorrufende Einfluss der Lichtstrahlen beschränkt sich nicht auf die von ihnen unmittelbar getroffene Stelle eines Chlorophyll erzeugenden Organs. Ein Blatt wird in seiner ganzen Ausdehnung grün, auch wenn nur eine kleine Stelle desselben längere Zeit beleuchtet wird[3]). — Die verschiedenfarbigen dem Auge sichtbaren Strahlen des Spectrum

1) Nach Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 151, welcher die beobachteten Erscheinungen so auffasst, dass in Schleimbläschen zwei bis drei oder mehr Chlorophyllkörner gebildet werden können, die dann durch Auflösung der Schleimbläschen frei werden.

2) Sachs in Lotos 1859, p. 7. 3) Guillemin in Ann. sc. nat. 3. S., 7, p. 160.

Digitized by Google

bewirken sämmtlich das Hervorrufen der grünen Farbe; die hellsten (gelben) am raschesten und intensivsten. Auch die ultravioletten Strahlen theilen diese Eigenschaft, doch in minderem Grade als die sichtbaren; und ebenso die ultrarothen Strahlen[1]).

Auch die Zerklüftung der zusammenhängenden Schicht aus noch farbloser Grundmasse des Chlorophylls in einzelne Chlorophyllkörper erfolgt bei vielen Pflanzen nur bei Beleuchtung; bei andern dagegen auch in völliger Dunkelheit. Im ersteren Falle sind z. B. die ersten Blätter im Dunkeln gekeimter Pflanzen von Zea Mays, Phaseolus vulgaris, Vicia Faba; im zweiten die Kotyledonen ebenso gewachsener Sämlinge von Helianthus annuus[2]).

Ein weiteres Erforderniss zum Ergrünen des Chlorophylls ist das Vorhandensein einer Temperatur, welche ein bestimmtes, für verschiedene Pflanzen sehr verschiedenes Minimum übersteigt. Wird diese Höhe der Temperatur nicht erreicht, so bleiben die in Entwickelung begriffenen Pflanzentheile bleich, auch bei intensiver Beleuchtung: eine Erscheinung, die in nassen und kühlen Spätsommern an Gewächsen sehr häufig eintritt, welche in dieser Beziehung einer hohen Temperatur bedürfen (beispielsweise Amsonia salicifolia, Robinia Pseudacacia).

Lagerung der Chlorophyllkörper in der Zelle. Die Chlorophyllkörper, aus und in dem Protoplasma jugendlicher Zellen entstanden, sind stets diesem Protoplasma eingebettet, ihre Lagerung innerhalb der Zelle ist durch die Vertheilung des Protoplasma innerhalb derselben bestimmt. In weitaus den meisten Fällen befinden sie sich innerhalb des protoplasmatischen Wandbelegs der Zelle; wo dieser in mehrere Schichten verschiedener Dichtigkeit und Beweglichkeit differenzirt ist, in einer mittleren, relativ ruhenden Schicht desselben; sie sind wandständig. So bei Einzahl der Chlorophyllkörper bei Anthoceros, bei Vielzahl derselben bei Characeen, in den Prothallien von Polypodiaceen und Equisetaceen, in den Blättern von Landpflanzen u. s. w. Sie liegen in rosenkranzförmigen Reihen in den vom Zellkern strahlig ausgehenden Protoplasmasträngen in den Parenchymzellen des Stammes, der Selaginellen, in den unter der Korkschichte liegenden, kein Amylum enthaltenden Zellen am Lichte ergrünende Kartoffelknollen[3]). Seltener sind sie in der innersten, unter Umständen in rascher Bewegung begriffenen Schicht des Protoplasma eingeschlossen und von den Strömungen derselben mit fortgeführt: so bei kreisender Strömung in constanten Bahnen in den Blattzellen der Hydrocharideen, in den gestreckten Zellen des jungen Embryoträgers von Tropaeolum majus (sehr elegantes Beispiel); bei Strömung in netzartig verzweigten, veränderlichen Bahnen in den Blatthaaren von Cucurbita, Ecballium u. v. A. Wo im letzteren Falle eine beträchtliche Anhäufung des Protoplasma in der Umgegend des Zellenkerns statt gefunden hat, da sind dieser Ansammlung Chlorophyllkörper in besonders grosser Zahl eingelagert.

Diese Beziehungen der Lagerung des Chlorophylls zur Vertheilung des Protoplasma in der Zelle bleiben bestehen, so lange die Zelle sich überhaupt in voller Vegetation befindet. Naht das Ende der Lebensthätigkeit einer Zelle heran, oder erleidet die Anordnung ihres Protoplasma durch äussere Einwirkungen tief greifende Störungen, so wird mit der Gestaltung des Protoplasma auch die Lagerung des Chlorophylls modificirt.

1) Guillemin a. a. O. p. 157 ff.
2) Sachs in Lotos 1859, p. 6.
3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108.

In alten Haaren von Cucurbitaceen, von Salvinia natans z. B. ballt sich hier und da ein Theil des Protoplasma zu sphärischen Tropfen, die gelegentlich auch Chlorophyllkörner einschliessen. In gereiften saftigen Früchten, z. B. in denen von Solanum nigrum, bilden sich im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen des Fruchtfleisches häufig Vacuolen; und nicht selten trennen sich Portionen dieses Wandbelegs von demselben, als kugelige, grössere oder kleinere Massen in der Vacuolenflüssigkeit schwimmend und eines oder mehrere Chlorophyllkörperchen einschliessend. Ist der Tropfen farblosen Protoplasmas sehr klein, so sitzt seine Hauptmasse dem eingelagerten Chlorophyllkorn einseitig seitlich an, etwa wie das Glas einer Taschenuhr. Wird eine solche Zelle bei der Präparation oder beim Auflegen des Deckglases gequetscht, so wird dadurch die Tropfenbildung des Protoplasma sehr beschleunigt und begünstigt. — Derartige Fälle rückschreitender Umbildung oder gewaltsamer Störung des protoplasmatischen Zelleninhalts sind es, welche zu der verbreiteten Ansicht geführt haben, das Chlorophyll werde in »Schleimbläschen« gebildet[1]).

Bau der Chlorophyllkörper. Die wahrnehmbare Structur der Chlorophyllkörper stimmt überein mit der sphäroïdal gestalteter Massen relativ ruhenden gewöhnlichen Protoplasmas; mit derjenigen primordialer Zellen oder aus grossen Zellen herausgedrückter, sich rundender Protoplasmaballen. Die peripherische Schicht jedes Chlorophyllkörpers ist merklich dichter, als die innere Masse. In diese geht die Hautschicht allmälig über, ist nicht scharf gegen sie abgegränzt. Wo Vacuolen oder sonstige fremde Inhaltsmassen (wovon weiter unten) in Chlorophyllkörpern vorkommen, da lässt sich häufig auch eine dichtere Beschaffenheit der Schicht der Substanz des Chlorophyllkörpers erkennen, welche dem eingeschlossenen Tropfen aus wässeriger Flüssigkeit, oder aus Oel, oder dem Amylumkorn oder sonstigen fremden Körpern zunächst angränzt. Diese dichteren Schichten, innere und äussere, sind noch mehr als durch stärkere Lichtbrechung durch intensivere Färbung charakterisirt; in ihnen ist in der gleichen Raumeinheit eine grössere Menge des grünen Farbstoffes vorhanden.

Voluminösere Chlorophyllkörper mit relativ wenig umfangreichen fremdartigen Inhaltsmassen lassen diese Verhältnisse sehr anschaulich hervortreten; die grössere Dichtigkeit und dunkelgrüne Färbung der peripherischen Schicht z. B. die in Prothallien von Polypodiaceen, in Stängel- und Blätterzellen von Nitellen; dieselben Differenzen der peripherischen und der innersten (hier dem Zellenkern die angränzenden) Schicht von der dicken mittleren die grossen Chlorophyllkörper von Anthoceros, und die Umgebung der weiterhin mit hohlkugelförmigen Gruppen von Amylumkörnern sich umkleidenden kugeligen Vacuolen im Chlorophyll von Zygnemaceen und Desmidieen[2]), von Oedogonien, Cladophoren und von Bryopsis (vgl. Fig. 58 und § 41). — Auf die grössere Dichtigkeit einer relativ dünnen äusseren Schicht gründet sich vornehmlich die durch Nägeli den Chlorophyllkörpern beigelegte Bezeichnung als Bläschen, als von einer Membran umschlossener Gebilde; eine Bezeichnung, die mehrseitig adoptirt wurde[3]). Bei dieser Benennung wurde von der Voraussetzung ausgegangen, dass der Begriff einer Membran nur die Differenz eines vorzugsweise innerhalb einer Ebene ausgedehnten Körpers von den beiderseits ihn begränzenden Medien bedinge, nicht auch die scharfe Abgränzung gegen jedes derselben und nicht auch den Besitz eines erheblichen Grades von Elasticität. Gern räume ich ein, dass die Aufnahme der beiden letzteren Bedingungen in den Begriff einer

1) Dieser Irrthum hat eine ganze Literatur, beispielsweise nenne ich: Hartig, Leben der Pflanzenzelle, Berlin 1844, dessen Entwickelungsgesch. des Pflanzenkeims, Leipzig 1858, Trécul in Ann. sc. nat. 4. S., 10, p. 147, Maschke in Bot. Z. 1859, p. 193, Weiss in Sitzungsber. Wiener Ak., math. naturw. Cl., 50. Bd. 1. Abth. p. 6.

2) De Bary, die Conjugaten, p. 2.

3) u. A. von Göppert und Cohn in Bot. Zeit. 1849, p. 665, und von mir, vgl. Unters., p. 8.

Digitized by Google

Membran zweckmässig, und die Benennung »Chlorophyllbläschen« nach den Auseinandersetzungen v. Mohl's nicht beizubehalten ist[1]).

Es ist bis jetzt nur ein Fall bekannt, in welchem Chlorophyllkörper Andeutungen einer Differenzirung ihrer peripherischen Schichten in Areolen verschiedener Dichtigkeit erkennen lassen: eine Differenzirung, welche analog der gleichen von Zellhäuten auf der Flächenansicht als Gitterung, auf der Durchschnittsansicht als radiale Streifung sich darstellt. So nach (bisher unveröffentlichten) Beobachtungen von Rosanoff an erwachsenen Chlorophyllkörpern der Bryopsis plumosa (vergl. Fig. 58 mit der Erklärung).

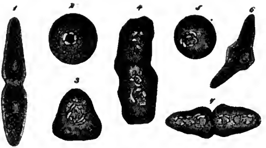


Fig. 58.

Die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper stimmt überein mit dem Protoplasma, aus welchem sie abstammt, in Betreff der auf ein geringes Maass beschränkten Quellungsfähigkeit mit Wasser. Das Imbibitionsvermögen der inneren Masse ist grösser, als dasjenige der peripherischen Schichten. Bei freiem Zutritt von Wasser zu massigeren Chlorophyllkörpern kommt es in Folge davon zur Ausscheidung kugeliger Tropfen wässeriger Lösung der löslichsten Bestandtheile im Innern, zur Vacuolenbildung; und weiterhin zur endosmotischen Anschwellung der Vacuole, zur Sprengung der sie umhüllenden Substanzschicht an der Stelle geringsten Widerstands und zur Ergiessung ihrer Inhaltsflüssigkeit in das umgebende Wasser; völlig in gleicher Art wie bei dem wasserhaltigeren Protoplasma (vergl. S. 5).

Fig. 58. Chlorophyllkörper der Bryopsis plumosa in beiläufig 1000facher Vergrösserung (nach Zeichnungen von S. Rosanoff). 1. In Abschnürung begriffen; in jeder Theilhälfte eine hohlkugelige Gruppe sehr kleiner Amylumkörper, frei in Seewasser liegend. 2. Längliches Chlorophyllkorn, welches, während längeren Liegens in verdünntem Seewasser aufquellend, sich zur Kugel gerundet hat. Die Areolenzeichnung der Aussenfläche ist hier besonders deutlich. 3. Aehnliche behandelte Chlorophyllkörper, Durchschnittsansicht. Die radiale Streifung der peripherischen Lagen der Masse tritt scharf hervor. Die Amylumkörner sind während des Quellens des Chlorophylls in Unordnung gerathen, so auch bei mehreren der folgenden Figuren. 4. In Abschnürung begriffenes Chlorophyllkorn, in süssem Wasser leicht gequetscht. Die sich kreuzenden Streifensysteme sind am Rande sehr deutlich. 5. Ein in süssem Wasser völlig abgerundetes Chlorophyllkorn. 6. Längliches Chlorophyllkorn, von der schmalen Seite gesehen. 7. In Abschnürung begriffenes deutlich radial gestreiftes Chlorophyllkorn, mit drei hohlkugeligen Amylumkorngruppen in jeder Hälfte.

1) v. Mohl in Wagner's Handwörtb. 4. Bd. p. 205. in Bot. Zeit. 1855, p. 90.

Digitized by Google

Innerhalb der lebendigen Pflanzenzelle tritt die Vacuolenbildung in Chlorophyllkörpern nur selten, und dann nur in beschränktem Maasse auf: indem sich kugelige Vacuolen in den Chlorophyllbändern der Spirogyren und anderer Zygnemaceen, den Chlorophyllplatten der Desmidieen, den Chlorophyllkörpern der Bryopsis plumosa, des Hydrodictyon utriculatum und anderer niederer Algen ausscheiden: Vacuolen geringen und begränzten Durchmessers, an deren Umgränzung eine hohlkugelige Schicht von Amylum gebildet wird. »Hydrodictyon zeigt in dieser Beziehung folgendes. Die im Laufe der Wachsthumszeit des Netzes nach und nach sich bildenden Amylumkörner erscheinen zunächst als kleine Kugeln (oder Bläschen) von 1,66 bis 2 Mmm. Durchmesser, von hellerer Färbung als die umgehende grüne Masse, welche im Umkreis derselben die intensivste Färbung zeigt. . . Die erste derselben zeigt sich sogleich, nachdem die zur Netzbildung vereinigten Gonidien in den Ruhezustand übergegangen sind, schon ehe die Zelle sich gehöhlt hat, und mit jedem folgenden Tage treten neue hinzu, welche sich nicht durch Theilung der ersten bilden, sondern ihre gesonderte Entstehung haben.« Diese Vacuolen umgeben sich am zweiten Tage mit einem grünen, wellig und undeutlich begränztem Hofe; weiterhin sind sie, ohne an Grösse zugenommen zu haben, von einer genau hohlkugeligen, scharf contourirten Hülle aus mit Iod sich bläuender Substanz umgeben[1]). Aehnlich ist der Entwickelungsgang in den anderen genannten Fällen. Mit der wässerigen Inhaltsflüssigkeit der Zelle stellt sich die Imbibitionsfähigkeit der kleinen Vacuolen des Chlorophylls bald und dauernd ins Gleichgewicht. Tritt aber Wasser frei zu dem Chlorophyll, welches solche Vacuolen enthält, so schwellen dieselben ein wenig an, jedoch nur bis zu einem bestimmten Grade sich ausdehnend, und entfernen die Körner des sie umgebenden Amylum etwas von einander[2]) (vgl. Fig. 58, S. 369).

Die Neubildung von Vacuolen ist dagegen eine Erscheinung, die in weitester Verbreitung auftritt, wenn Chlorophyllkorper durch Oeffnung der sie umschliessenden Zellen oder durch Steigerung der Permeabilität der Zellmembranen mit Wasser in unmittelbare Berührung gesetzt werden. Durchschneidet man eine Zelle einer grosseren Spirogyra unter Wasser, so schwellen die mit Wasser in Berührung kommenden Bänder stellenweise und unregelmässig zu kugeligen, eyförmigen oder gewundenen Massen auf. Aus dem Inneren der Anschwellungen brechen sodann Vacuolen mit ungefärbter Inhaltsflüssigkeit hervor, die grüngefärbte Substanz zerreissend und zur Seite schiebend[3]). Aehnlich bei Anthoceros[4]), bei Nitellen, Prothallien von Polypodiaceen u. s. w. Nicht selten ist die innere Masse der Chlorophyllkörner an Farbstoff so arm, dass die aus solcher gebildete Umkleidung aus dem Chlorophyll hervorbrechender Vacuolen, stark ausgedehnt, wie sie es ist, unter dem Mikroskope völlig farblos erscheint. Abtödtung der Zellen durch Quetschung, längeren Abschluss von der Luft, Erwärmung auf + 50° C. führen ähnliche Erscheinungen herbei, was darauf bezogen werden mag, dass derartige Einwirkungen die Durchlässigkeit der Zellmembran sowohl, als der Hautschicht des Protoplasma für Wasser steigern. Die Chlorophyllkörper, deren Gestalt von der sphärischen abweicht, zeigen während dieses Aufquellens und dieser Vacuolenbildung sehr deutlich ein Hinstreben zur Kugelform, analog bestimmt gestalteten Massen aus gemeinem Protoplasma.

Wachsthum der Chlorophyllkörper. Neu angelegte Chlorophyllkörper sind eines beträchtlichen, in allen Fällen aber endlich begränzten Wachsthums fähig. Dieses Wachsthum bleibt, gleich dem aller in Zellmembranen eingeschlossenen Protoplasmamassen, in allen beobachteten Fällen hinter demjenigen der umhüllenden Zellhaut zurück, so dass die Chlorophyllkörner während der Entwickelung einer Zelle einen relativ kleineren Raum einnehmen, als bei der Entstehung. Es ist nie nach allen Dimensionen gleichmässig, sondern stets

1) A. Braun, Verjüngung. p. 210.

2) Nach v. Mohl (Bot. Zeit. 1855, p. 97) werden die Amylumkugeln der Spirogyren durch Wasserzutritt gar nicht verändert. Ich finde auch bei diesen eine g e r i n g e Volumenzunahme.

3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 97. 4) Derselbe a. a. O. p. 107.

in bestimmten Richtungen bevorzugt. Die bevorzugten Richtungen fallen zusammen mit den Richtungen intensivster Zunahme der Ausdehnung der Protoplasmamassen, welchen die wachsenden Chlorophyllkörper eingelagert sind. Mit andern Worten: bei wandständigem Chlorophyll liegen die Richtungen stärksten Wachsthums in der Ebene des protoplasmatischen Wandbeleges der Zelle, somit in einer der Zellhaut parallelen Ebene; die Chlorophyllkörper erhalten eine abgeplattete Form; ihr kleinster Durchmesser steht senkrecht zur Zellhaut. Die gewöhnlichste Form, welche die Chlorophyllkörper erlangen, ist die biconvexer oder planconvexer Linsen. Bei solcher Gestalt ist eine allmälige Zunahme des Durchmessers der Aequatorialebene um das Zwanzigfache nichts Seltenes. So z. B. haben die Chlorophyllkörner der Metzgeria furcata unmittelbar nach der Individualisirung einen Durchmesser von nicht mehr als 0,3 Mmm., wachsen aber bis auf 6 Mmm. Die der Scheitelzellen junger, noch kugeliger Embryonen ven Tropaeolum majus messen 0,4 Mmm.; diejenigen der blasigen Anschwellung des Trägers dicht über dem Embryokügelchen bis 9 Mmm. In Zellen, welche ein nach einer gegebenen Richtung weit überwiegendes Wachsthum besitzen (und deren protoplasmatischer Wandbeleg somit vorwiegend in dieser Richtung sich dehnt) sind die wandständigen Chlorophyllkörper, neben jener Abplattung, in der nämlichen Richtung langgestreckt.

Beispiele: Bryopsis plumosa, Stamm- und Blattzellen von Characeen, gestrecktes Blattparenchym von Vallisneria spiralis, dem Lichte ausgesetzte, zuvor unterirdisch gewachsene Protonemafäden von Laubmoosen; — in allen solchen Fällen ist von den weiterhin zu erwähnenden durch Theilung langgestreckt gewesener neu entstandener Chlorophyllkörper abzusehen, welche in der Flächenansicht der Kreisform sich nähern; — gestrecktes Parenchym des Stängelinneren von Anthoceros laevis[1]). Gestreckte Form wandständiger Chlorophyllkörper findet sich ab und zu auch in Zellen, unter deren Durchmessern keiner sonderlich überwiegt; dann sind die längsten Durchmesser der Chlorophyllkörner nach den verschiedensten Richtungen gestellt. Nicht selten haben einzelne solche Körner eine verzweigte, dreispitzige Form: so in den Zellen des Fruchtfleisches von Solanum nigrum, in kurzzelligen Cladophoren. Die Vermuthung mag erlaubt sein, dass hier in verschiedenen Regionen des protoplasmatischen Wandbelegs die intensivste Zunahme der Flächenausdehnung differente Richtungen einhält. Die Chlorophyllkörner der peripherischen Zellen der knollig verdickten Stängelbasen mancher Orchideen zeigen, bei Anhaufung um den Kern der Zelle, eine in Bezug auf dessen Centrum radial gestreckte Form: so bei Acanthohippium, Phajus Tankervilliae[2]). In den Zellen der Oberhaut älterer Sprossen von Anthoceros laevis und punctatus erhalten die bei der Anlegung abgeplattet ellipsoïdischen von der Fläche gesehenen kreisrunden oder ovalen Chlorophyllkörper bei weiterer Ausbildung eine sternähnliche, gezackte Form[3]). Verschiedene Stellen des Umfanges sind in von einander divergirenden Richtungen im Wachsthume vorzugsweise gefördert. — Die in relativ starren Protoplasmasträngen eingelagerten Chlorophyllkörner im Parenchym der Stängel der Selaginellen (S. 367) sind, wenn nicht isodiametrisch, stets im Sinne der Richtung jener Stränge gestreckt.

Vermehrung der Chlorophyllkörper durch Theilung. Ist ein Chlorophyllkorn nach einer bevorzugten Richtung hin über ein bestimmtes Ver-

1) Nicht alle langgestreckten Zellen haben in die Länge gezogene Chlorophyllkörner. Es kommt darauf an, ob nach Anlegung, beziehendlich nach den letzten Theilungen der Chlorophyllkörner noch ein weiteres Wachsthum der Zelle stattfindet. Bei Vaucheria sessilis z. B. ist dies nicht der Fall, die Chlorophyllkörner sind hier in der Mehrzahl linsenförmig.

2) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, Tf. 5, fig. 4, 7, 10. 3) Hofmeister, vgl. Unters., p. 8.

Digitized by Google

hältniss seines grössten Durchmessers zum kleinsten hinaus gewachsen, so zerklüftet es sich in zwei (sehr selten mehrere) Theilkörner. Die Trennungsebene steht senkrecht auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums. Es erfolgt die Sonderung des übermässig gewachsenen Chlorophyllkorns in zwei (oder mehrere) in der Art, dass zunächst in der Durchschnittslinie der Trennungsebene mit der Peripherie des Korns eine seichte Ringfurche sich bildet, wo bei der hier belegene Theil der Substanz des Korns in die beiden Hälften desselben hinein wandert. Indem so die intensivst gefärbte Rindenschicht des Korns eine Einbiegung nach Innen erfährt, erscheint das Korn, in der Flächenansicht, mit einem querüber verlaufenden dunkleren Streifen bezeichnet, welcher oft täuschend den Anschein einer, in Wirklichkeit nie vorhandenen, das Korn durchsetzenden Scheidewand darbietet[1]. — Die Verschiebung der Substanz des in Theilung begriffenen Korns dauert fort, die Ringfurche dringt tiefer ein, erreicht endlich die Achse des Korns, und so zerfällt dasselbe durch Abschnürung in zwei Theilhälften (vgl. die Fig. 58, S. 369).

Jenes Verhältniss des grössten zum kleinsten Durchmesser des wachsenden Korns, nach dessen Ueberschreitung die Zerklüftung beginnt, ist für verschiedene Arten von Chlorophyllkörnern sehr verschieden. Während es z. B. in den unterirdischen, ans Licht gelangenden protonematischen Fäden von Funaria hygrometrica beiläufig 20 : 1, in den Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa etwa 12 : 1, in denen der Nitella flexilis 8 : 1 beträgt[2], und während es bei Zygnemaceen und Desmidieen noch weit höher steigt (bei Mougeotia z. B. mindestens 60 : 1) sinkt es in den Endzellen der Paraphysen jener Funaria auf etwa 6 : 1, in wachsenden Blättern von Fissidens bryoïdes und Sphagnum cymbifolium, den platten Stängeln von Metzgeria furcata auf 4 : 1. — Intensives Wachsthum nach vorwiegend nur einer Richtung und Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung finden sich vorzugsweise in solchen Zellen, die ein lange andauerndes beträchtliches Wachsthum besitzen. Bei Gefässpflanzen tritt diese Vermehrung der Chlorophyllkörper nur wenig hervor: in den chlorophyllreichen Zellen derselben wird bei der ersten Anlegung der Chlorophyllkörper simultan eine grössere Anzahl derselben gebildet, und es nehmen sodann diese Zellen an Grösse nicht sehr beträchtlich, an Zahl der Chlorophyllkörner nur mässig zu. Eine um so wichtigere Rolle spielt die Vermehrung der Chlorophyllkörner bei Muscineen und manchen grösseren Algen.

In den jüngeren Blattzellen von Fissidens bryoïdes z. B. tritt die aus dem Protoplasma ausgeschiedene ergrünende Substanz zu einem einzigen, den Zellkern einschliessenden abgeplattet sphäroidalen Chlorophyllkörper zusammen. Dieser zerfällt durch Abschnürung in zwei, wenn nach Anlegung zweier secundärer Zellkerne die Zelle zur Theilung sich anschickt. Geht die Zelle, sich streckend, in den Dauerzustand über, so zerklüftet sich der einzige Chlorophyllkörper durch wiederholte Abschnürung in 2—8 Körner[3]. — Aehnlich in den schmalen chlorophyllhaltigen Blattzellen der Sphagnen. Nur ist hier der ursprüngliche einzige Chlorophyllkörper von gestreckter Form. Noch anschaulicher ist die Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung bei den Characeen[4]. In Endzellen von Blättern der Nitella syncarpa, welche

1) Vergl. z. B. Hofmeister, vergl. Untersuchung. Tf. 2, fig. 13c.

2) Der kleinste Durchmesser des Korns ist selbstverständlich derjenige senkrecht zur Fläche der Zellhaut.

3) Hofmeister, vgl. Unters., p. 65.

4) An welchem Objecte Nägeli den Vorgang entdeckte: seine Zeitschr., 3 u. 4, p. 112. Die folgenden Zahlenangaben sind dieser Arbeit Nägeli's entnommen.

Digitized by Google

c. 0,15 Mill. lang sind, liegen die Chlorophyllkörner in etwa 80 parallelen Längsreihen, deren jede c. 40 Körner enthält. Die Zahl der Längsreihen nimmt nicht zu, während der Durchmesser der Zellen bis zur Beendigung des Wachsthums um das Dreifache sich erweitert. Aber während die Länge der Zellen auf das 75fache wächst, nimmt die Zahl der Chlorophyllkörner jeder Längsreihe um mindestens das 50fache zu. Während dieser Zunahme ist von kleinen jungen Chlorophyllkörnern, welche frei und zwischen den übrigen entstehen möchten, keine Spur zu sehen; wohl aber finden sich in den jüngeren Zellen sehr häufig solche, welche sichtlich in Theilung durch Abschnürung begriffen sind.

Einschlüsse des Chlorophylls. Die Substanz mancher Chlorophyllkörper ballt sich bei deren erster Entstehung um geformte Inhaltskörper der Zelle: so die Chlorophyllkörper von Anthoceros und die junger Blattzellen von Fissidens bryoïdes um den Kern der Zelle[1]), diejenigen von Caulerpa prolifera um Amylumkörner[2]). Solche Chlorophyllkörper besitzen von Anfang an geformte Einschlüsse. In den meisten Fällen bilden solche sich erst nach der Anlegung der Chlorophyllkörper[3]). Manche Chlorophyllkörper scheiden in ihrem Inneren kleine, kugelige, dichtere Massen aus, welche intensiver grüne Färbung annehmen, als die Hauptmasse der Chlorophyllkörner. Solcher in blasseren, grossen Chlorophyllkörpern eingeschlossene kleinere dunklere Chlorophyllkörner finden sich bei sehr unregelmässiger Umgränzung der grösseren Chlorophyllkörper in den Spaltöffnungszellen der meisten Gefässpflanzen, und bei regelmässiger Umgränzung derselben in vielen Crassulaceen[4]), z. B. in den Blattzellen von Sempervivum Wulfenii, Crassula arborea etwa 4—6 in jedem grösseren Korn. Die Bildung ist vergleichbar mit derjenigen der Kernkörperchen in den Zellenkernen: Ausscheidung durch grössere Dichtigkeit verschiedener, aber ähnlich chemisch zusammengesetzter kugeliger Körperchen im Innern der halbweichen Substanz einer geformten protoplasmatischen Masse. In den kleinen grünen Massen treten punktförmige Amylumkörnchen auf. Auch die Anhäufung dichterer, intensiver gefärbter Substanz in der Umgebung der kleinen, von Amylumkörnergruppen umschlossenen Vacuolen im Chlorophyll von Hydrodictyon, Zygnemaceen u. A. (S. 370) kann als Bildung dichterer Inhaltsmassen des Chlorophyllsaus im Uebrigen gleichartiger Substanz aufgefasst werden, insofern auf die Umgebung der Vacuole eine dichtere, intensiver grüne Schicht aus der Grundsubstanz des Chlorophylls aufgelagert ist. Weit verbreiteter im Pflanzenreiche ist die Bildung von Amylumkörnern im Innern der Chlorophyllkörper; so sehr verbreitet, dass der Mangel des Amylum im Chlorophyll ausgewachsener Pflanzentheile zu den selteneren Ausnahmen gehört[5]). Die Amylumkörner bilden sich in den Chlorophyllkörnern einzeln oder zu mehreren. Sie sind innerhalb der Chlorophyllkörper der Vermehrung durch Zerklüftung fähig. Wo das Volumen der Chlorophyllkörner im Verhältnisse zu dem ihrer Einschlüsse aus Amylum beträchtlich ist, da sind diese

1) Hofmeister, vergl. Unters., p. 3, 64. 2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 149.
3) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 398. 4) v. Mohl, verm. Schr., p. 353.
5) Es ist durch Sachs in scharfsinniger Weise nachgewiesen (Flora 1862, p. 176; ausführlicher im vierten Bande dieses Buches), dass das Auftreten des Amylum in Chlorophyll der Ausdruck des Beginns der wichtigsten physiologischen Function des Chlorophylls, der Assimilation von Bestandtheilen völlig oxydirter Nährstoffe der Pflanze, wie Wasser, Kohlensäure u. s. w. ist. Hier, wo wesentlich nur die Veränderungen von Form und Structur der Chlorophyllkörper uns zu beschäftigen haben, sei auf diese mit der Ernährungslehre im innigsten Zusammenhange stehende Verrichtung des Chlorophylls nur hingedeutet.

Digitized by Google

letzteren in der Regel von einer dünnen Schicht intensiver grün gefärbter, dichterer Substanz umkleidet. — Das Verhalten dieser Amylumkörner innerhalb der Chlorophyllkörper wird von wesentlichem Einfluss auf Gestalt und Bau dieser letzteren. Häufig bleiben die Amylumkörner sehr klein. Auch wenn sie in sehr grosser Zahl gebildet werden (wie z. B. in den Zellenkernen, welche von den Chlorophyllkörpern von Anthoceros umschlossen sind) üben sie doch keine formenändernden Wirkungen auf das Chlorophyllkorn, das in dicker Schicht die Amylumkörnchen umschliesst, an dieser Schicht den Unterschied einer dichteren peripherischen Lage und minder dichter innerer Masse deutlich erkennen lässt, der Vacuolenbildung in seiner Substanz fähig bleibt. So z. B. in den Blättern vieler Liliaceen und Amaryllideen, der Camellien. Sind die Amylumkörner äusserst klein, so erscheinen sie, selbst bei Anwendung bester Instrumente, nach Behandlung mit Iod in brauner Färbung[1]). Durch Entfärbung der Chlorophyllkörner mit Alkohol, Behandlung mit Kalilauge (wobei das Amylum aufquillt), Neutralisation durch Säuren und Iodzusatz lässt sich auch in der grössten Mehrzahl solcher Chlorophyllkörner, welche scheinbar kein Amylum enthalten, die Gegenwart desselben im Eintritt blauer Färbung der gequollenen Körnchen nachweisen[2]). — Wo dagegen die Amylumkörnchen beträchtlich wachsen, dehnen sie die Substanz des Chlorophyllkörpers zu einem dünnen Ueberzuge aus, in dessen Masse ihrer Geringfügigkeit wegen keine Vacuolen sich mehr zu bilden vermögen. Die Amylumkörner (meist zu mehreren in einem Chlorophyllkörper vorhanden und dicht aneinandergedrängt) bedingen dann durch ihre Formen die Gestalt des Chlorophylls. — Das Wachsthum der im Chlorophyll eingeschlossenen Amylumkörner ist in tiefen im Innern der Gewebe belegenen Zellen im Allgemeinen bedeutender, als in den mehr oberflächlichen. Bei vielen Pflanzen finden sich dort im Chlorophyll in die Augen fallende Amylumkörner vor, während sie hier nur schwierig sichtbar zu machen sind[3]). Ganz überwiegend über dasjenige des Chlorophylls ist das Wachsthum der eingeschlossenen Amylumkörner z. B. im inneren Rindengewebe von Opuntien, in der Columella der Kapsel von Phascum cuspidatum u. s. w.

Chlorophyllkörner, welche feste Einschlüsse nur von anderer mikrochemischer Reaction, als derjenigen des Amylum enthalten, besitzen z. B. Allium fistulosum und Cepa, Asphodelus luteus, Orchis militaris, Lactuca sativa. — Ein neben Amylum hier und da vorkommender Einschluss ist fettes Oel. Die Chlorophyllkörner mancher Cacteen (Rhipsalis funalis, Cereus variabilis Pfeiff. z. B.) enthalten glänzende Kügelchen, bis zu 20, welche in absolutem Alkohol löslich sind[4]). Die Chlorophyllmassen von Desmidieen und Zygnemaceen sind häufig von sehr kleinen Oeltröpfchen durchsäet, verschiedene Individuen in sehr verschiedenem Maasse. Bei Aufbewahrung solcher Objecte in Glycerin tritt flüssiges Fett aus und fliesst zu grösseren Tropfen zusammen. So auch bei dem Chlorophyll mancher Gefässpflanzen (Blätter von Agave americana, Hoya carnosa z. B.).

Ueber die chemischen Bestandtheile des Chlorophylls ist noch weniger Sicheres bekannt, als über diejenigen des Protoplasma, aus welchem es sich bildet. Die mikrochemischen Reactionen der durch Alkohol oder Aether entfärbten Grundmasse stimmen an jungen Chlorophyllkörnern völlig mit denen des Pro-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 110, 112.
2) Bohm in Sitzungsber. Wiener Akad. 1857, p. 21; Sachs in Flora 1862, p. 166.
3) v. Mohl a. a. O. p. 112. 4) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 400.

Digitized by Google

toplasma überein; an alten wird die Eyweissreaction vermisst. Die chemische Constitution des ausziehbaren grünen Farbstoffs, welcher von den durch Aether oder Alkohol mit ihm gelöseten Fetten befreit wurde, ist nicht mit genügender Sicherheit bekannt: die Angaben der Chemiker gehen weit auseinander. Gewiss ist nur, dass die sehr geringen Mengen von Eisen, die darin sich vorfinden, ein nothwendiger Bestandtheil desselben sind. Die Bleichsucht (Chlorose) von Pflanzen — diejenige Abnormität der Entwickelung, bei welcher die im vollen Tageslichte sich entfaltenden, sonst grünen Vegetationsorgane farblos oder sehr blassgrün bleiben — kann gehoben werden, indem dem Boden lösliche Eisensalze zugesetzt werden. Das Auftragen einer Eisensalzlösung auf eine umgränzte Stelle eines chlorotischen Blattes ruft auf diesem umgränzten Raume die grüne Färbung hervor. (In chlorotischen Organen ist in manchen Fällen die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper zu Körnern gestaltet, in andern stellt sie eine zusammenhängende, nicht zerklüftete Masse dar: auch hier, wie bei der Entwickelung im Dunkeln, tritt eine Hemmung der Entwickelung ein[1]).

Der alkoholische oder ätherische Auszug des Farbstoffs des Chlorophylls zeigt in hohem Grade das Phänomen der Fluorescenz. Die brechbareren Lichtstrahlen werden beim Eintritt in die Lösung zum Theil in Strahlen grösserer Wellenlänge, anderer Färbung umgewandelt und so reflectirt: die Lösung, welche im durchfallenden Sonnenlichte rein grün erscheint, stellt sich im auffallenden blutroth dar. Damit hängt zusammen, dass in dem Spectrum des durch eine selbst dünne Schicht von Chlorophylllösung gegangenen Sonnenlichts ein Theil der brechbarsten rothen, ein Theil der hellblauen, und die dunkelblauen, violetten und ultravioletten Strahlen vollständig fehlen: diese alle sind als im Allgemeinen rothe dispergirt worden[2]). Das im Gewebe der Pflanzen eingeschlossene Chlorophyll erscheint in der Regel auch im auffallenden Lichte rein grün: ohne Zweifel weil den zum Auge gelangenden Lichtstrahlen sehr viele solche beigemengt sind, die von spiegelnden Flächen (Gränzen von Zellwänden und Flüssigkeiten, Zellwänden und Luft z. B.) im Innern der Gewebe reflectirt und durch Chlorophyllkörner hindurch gegangen sind. Es giebt indess Pflanzen, die in durchfallendem Lichte gelbgrün, in auffallendem schwarzroth gefärbt sind. Hält man einen Spross der Lophocolea bidentata oder L. heterophylla gegen das Licht, so sind Stängel und Blätter gelbgrün durchscheinend. Setzt man einen auf schwarzer Erde gewachsenen Rasen dieser Pflänzchen unter Wasser, und lässt man directes Sonnenlicht auf dasselbe fallen, so zeigt er schwarzrothe, ins Braune ziehende Färbung. Chlorophyllhaltige Blätter zeigen die nämlichen Absorptionserscheinungen, wie Chlorophylllösung[3]).

Neben dem grünen Farbstoff findet sich in den Chlorophyllkörpern mancher Pflanzen ein zweiter. Die Collemaceen, Oscillatorineen, Nostochineen, die blaugrünen Chroococcaceen[4]) geben, mit Wasser in der Reibschale gerieben,

1) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, p. 204.

2) Stokes in philos. transact. 1852, p. 463; übers. in Poggendorf's Ann. 4. Ergänzbd., p. 21. Ausführlicheres im 4. Bande dieses Buches.

3) Stokes a. a. O. p. 262, woselbst auch Angabe eines Verfahrens, mittelst eines complicirteren Apparats Spuren der Fluorescenz nachzuweisen.

4) Die Angaben über das Chlorophyll dieser Kryptogamen beruhen auf noch unveröffentlichten, in Heidelberg durch Askenasy angestellten Untersuchungen.

Digitized by Google

einen im durchfallenden Lichte mehr oder weniger reinblauen (häufig ins Violette ziehenden), im auffallenden Lichte bräunlichorange gefärbten Auszug, welcher die grünen Strahlen des Sonnenlichts vollständig, sowie einen Theil der rothen Strahlen desselben absorbirt. Der unter der Luftpumpe eingetrocknete Farbstoff ist in Aether und Alkohol unlöslich. Die mit Wasser erschöpften zerriebenen Pflanzen liefern bei Behandlung mit Alkohol oder Aether eine Chlorophylllösung, die von einer aus grünen Blättern von Gefässpflanzen erhaltenen in Nichts sich unterscheidet. — Werden lebende Pflanzen einer blaugrünen grosszelligen Gloeocapsa mit absolutem Alkohol ausgezogen, so erscheinen die Zelleninhalte dann hellblau. — Die bläulichgrün gefärbten Chlorophyllmassen haben den Namen der Phytocyankörnchen erhalten [1]).

Die rothe Färbung der Florideen beruht auf der Anwesenheit von den Chlorophyllkörnern wesentlich gleichartig beschaffenen Körpern in den Zellen, welche von einem rothen färbenden Stoffe durchdrungen sind (Erythrophyllkörnchen). Dieser ist in kaltem Wasser mit im durchfallenden Lichte bläulich-carmoisinrother Farbe löslich. Die Lösung fluorescirt stark; im auffallenden Lichte erscheint sie gelborange; ein grosser Theil der violetten, die grünen Strahlen sämmtlich werden als gelbe dispergirt: sie absorbirt die grünen und einen Theil der violetten Strahlen. Wird die Lösung auf 50—60° C. erwärmt, so entfärbt sie sich. Im Tageslichte bleicht sie sehr schnell. Lebende Florideen werden bei gleicher Erhöhung der Temperatur grün. Auch absterbende Florideen nehmen im Sonnenlichte grüne Färbung an. Der alkoholische Extract lebender Florideen ist von smaragdgrüner Farbe, und besitzt alle optischen Eigenschaften einer gemeinen Chlorophylllösung. Mit Wasser erschöpfte lebende Florideen geben mit Alkohol eine eben solche Lösung [2]). — Getrocknete Wedel des Hydrolapathum sanguineum Stackh., mit destillirtem Wasser zerrieben, geben mir eine carmoisinrothe Flüssigkeit, die eintrocknend eine Schicht intensiv blaurothen Farbstoffs zurückliess. Dieser in in Alkohol und Aether unlöslich. Das mit Wasser erschöpfte Parenchym enthielt mikroskopisch wahrnehmbare, blassgrüne Körnchen. Mit Alkohol behandelt, gab es einen grünen Extract, der in Allen mit einer Chlorophylllösung übereinstimmte. Es ist klar, dass auch bei den Florideen, wie bei den Collemaceen, die Chlorophyllkörper, ausser von dem grünen in Wasser unlöslichen Farbstoffe, noch von einem in Wasser löslichen, anders gefärbten Stoffe durchdrungen sind, und dass dieser zweite Stoff bei den Florideen von so intensiver Färbung ist, dass er unter gewöhnlichen Verhältnissen das Grün völlig verdeckt.

Viele Chlorophyllkörner nehmen gegen das Ende ihres Lebens eine gelbe oder gelbrothe Farbe an (Xanthophyllkörnchen). So zum Theil bei dem herbstlichen Vergilben der Blätter. Das Gelb ist meist ein ziemlich blasses; rothgelbe und rothe Farbentöne der Herbstblätter werden dadurch hervorgerufen, dass der Zellsaft, die Inhaltsflüssigkeit der grossen centralen Vacuolen von Zellen der Blätter sich roth färbt (z. B. bei Ribes aureum, Rhus coriaria). Intensive Färbung in Gelb

1) Kützing, Phycol. germ., p. 19.

2) Stokes a. a. O. p. 265. Rosanoff in Ann. sc. nat. 5. S. 4, p. 320. — Die gleichzeitige Anwesenheit von rothem und grünem Farbstoff in Florideen machte Kutzing bereits früher bekannt (Phycol. gen., p. 21, Phycol. germ., p. 19). Doch nahm er an, der rothe Stoff sei im Zellsafte gelost.

Digitized by Google

oder Roth erlangen die Chlorophyllkörner vielfach in Blattorganen der Blüthen und in reifenden Früchten von Phanerogamen, sowie in den Zellen der Wände der Antheridien von Laubmoosen und Characeen. Die gelbe oder gelbrothe Färbung tritt vollständig an die Stelle der vorherigen grünen. Der Farbstoff ist durch Alkohol ausziehbar, in Wasser unlöslich. Die gefärbt gewesenen Körperchen bleiben nach Digestion in Alkohol völlig farblos zurück. Die alkoholische Lösung zeigt keine Spur von Fluorescenz.

Ein Beispiel: die Wand rothgefärbter Früchte von Capsicum annuum giebt, mit absolutem Alkohol ausgezogen, eine Lösung von tiefem und reinem Orangegelb. Lässt man auf eine, in einem Gefässe mit geschwärzten Wänden befindliche Schicht dieser Lösung das Spectrum des Sonnenlichts fallen, und entwirft man in jedem Theile des Spectrums mittelst einer Linse von kurzer Brennweite ein Sonnenbildchen auf der Oberfläche der Flüssigkeit, so überzeugt man sich, dass alle verschiedenen Strahlen in ihren eigenen Farben reflectirt werden; auch die blauen und violetten.

Manche der gelbroth oder gelb gewordenen Chlorophyllkörper zeigen ein auffallend gesteigertes Längen- oder vielmehr Spitzenwachsthum. Die der peripherischen Gewebe der Frucht von Lycopersicum esculentum sind langgestreckt, mit stumpfen oder spitzen, in letzterem Falle oft ungefärbten Enden. Viele (nicht alle) Farbkörperchen der Fruchtwand von Capsicum cerasiforme, Lycium barbarum, Solanum capsicastrum, Asparagus verticillatus, des Arillus von Evonymus europaeus wachsen an einer Stelle, oder an zwei einander gegenüberliegenden Punkten (bei länglichen Körnern an den Enden), oder an drei verschiedenen Orten zu oft sehr lang werdenden Fortsätzen aus; die Körnchen werden spindelförmig oder selbst dreistrahlig. Wenn diese Sprossungen der Körnchen besondere Länge erreichen (wie bei den erwähnten Solanaceen), so bleiben sie farblos[2]. Eine langgezogene und dabei gekrümmte Spindelform besitzen auch die Farbstoffkörner der orangerothen Bracteen der Strelitzia Reginae[3], zwei, bis dreispitzige Gestalt in den Zellen der Corolle von Eccremocarpus scaber[4].

Manche Chlorophyllkörner zeigen bei dem Uebergange der grünen Färbung in die gelbe oder rothe keine andere Aenderung als die der Farbe. Andere theilen sich vor dem Roth- oder Gelbwerden oder während desselben wiederholt, verlieren die eingeschlossenen Amylumkörner und nehmen stark abgeplattete Form an.

Ein leicht zu constatirendes Beispiel für den ersteren Fall bieten die gelben Staubfadenhaare der Tradescantia undulata H. Bpl. Schon in der jungen Knospe enthalten die Zellen, welche später Farbkörperchen führen, farblose Körnchen von eckiger Form mit relativ grossen Amylumkernen. Allmälig ergrünen diese Körnchen, zunächst in der Umgebung des Zellkerns. Während die Petala sich röthen, geht die grüne Färbung in die Königsgelbe über, zunächst ohne dass Grösse, Form und Beschaffenheit der Farbstoffkörner sich ändern. Zuerst werden die um den Zellkern gehäuften Körner gelb, während die anderen noch grün sind. Erst nach dem Aufblühen verschwinden die Amylumkerne, und die Farbkörper werden grösser, linsenförmig, bläschenähnlich, insofern eine dichtere peripherische Schicht intensiver gefärbt erscheint als die blasse innere Masse. — Die unreife Beere von Solanum Dulcamara enthält in den Zellen des inneren Parenchyms grosse, blassgrüne, eckige Chlorophyllkörner, die von umfangreichen

1) Unter diesem Ausdruck seien mit Farbstoff imprägnirte Körper ungefärbter Grundsubstanz verstanden.

2) Unger, Anat. u. Physiol., p. 110; Trécul in Ann. sc. nat. 4. S., 10, p. 127, Weiss in Sitzungsber. Wiener Akad. math. ph. Cl. 50, 1, p. 6.

3) v. Mohl in Wagner's Handwb. d. Physiol. 4. p. 206.

4) Hildebrand in Pringsh. Jahrb. 3, Tf. 4, fig. 7.

Digitized by Google

Amylumkernen fast ausgefüllt sind. Amylumkerne und Chlorophyllkörner zerklüften sich wiederholt, dann nehmen die Chlorophyllkörner intensiv grüne Farbe an (in den mehr peripherischen Gewebe früher als in dem inneren) und diese grüne Färbung geht durch gelb endlich in gelbroth über, ohne dass die zuletzt stäbchenförmigen Amylumeinschlüsse verschwinden. Anders in den Zellen der Corolle von Cajophora lateritia. Diese enthalten im jungen, grünen Zustande eckige Chlorophyllkörner mit grossen Amylumkernen. Diese zerklüften sich oft wiederholt, die Amylumkerne verschwinden in den Theilkörnern, während diese rothe Farbe annehmen. Die Theilung durch Abschnürung dauert dann noch weiter fort, das Endproduct sind äusserst kleine, intensiv rothe Farbkörperchen von Linsenform.

Farbkörperchen können, auch ohne das Stadium der grünen Färbung durchlaufen zu haben, die rothe oder gelbe Farbe annehmen: so z. B. die der Corollenblätter von Tropaeolum majus, der Scheibenblüthen von Helianthus annuus, der Antheren von Crocus, Colchicum. — In den letzteren tritt die gelbe Färbung unterirdisch, bei völligem Lichtausschluss ein. — Bei dem künstlichen Experiment entwickelt sich der gelbe Farbstoff in tiefer Finsterniss ganz allgemein, vorausgesetzt, dass die Pflanze entweder Reservenahrung in Masse in der Nähe der sich entwickelnden gefärbten Theile (Blüthen) angehäuft hat, oder dass der Versuch so angestellt werde, dass während nur die Blüthen in Dunkelheit sich befinden, eine hinreichende Menge von chlorophyllhaltigen Vegetationsorganen vom Lichte getroffen und so zur Assimilation befähigt werde[1]).

Ganz junge Petala von Tropaeolum majus enthalten eine zusammenhängende platte Masse farbloser dichterer protoplasmatischer Substanz von Form eines partiellen Wandbelegs. Diese zerklüftet sich zu einer Anzahl polygonaler oder linsenförmiger Körnchen, in denen die gelbe Färbung auftritt, ohne dass mehr als eine schwache Spur eines grünen Farbentons zuvor an dem ganzen Organ sich gezeigt hätte.

Die gelben und rothen Farbkörperchen stimmen auch darin mit Chlorophyllkörperchen überein, dass sie nicht selten in gleicher Art, aber intensiver gefärbte, bestimmt geformte Einschlüsse enthalten. Diese Einschlüsse bestehen aus einer mit Iod sich bräunenden Substanz z. B. bei Tropaeolum majus (Corolle), Helianthus annuus (Zungen der Randblüthen). In beiden Fällen sind sie kugelig. Anderwärts ist die intensivere Färbung in einer Schicht dichterer, gleichfalls derjenigen des Farbekörperchens gleichartiger Substanz verbreitet, welche ein Amylumkörnchen, oft von länglicher Gestalt, umkleidet: so in den Zellen des Fruchtfleisches von Solanum Dulcamara.

Es kommen auch blaue und braune Farbekörperchen im Pflanzenreiche vor, wiewohl selten: blaue (sphäroïdale, von einem in Wasser löslichen Stoffe gefärbte) in den inneren Perigonialblättern der Strelitzia Reginae und der Tillandsia amoena; braune, spindelförmige oder rundliche in den braunen Theilen von Neottia nidus avis[2]).

Die Lagerung der Farbekörperchen ist identisch mit derjenigen der Chlorophyllkörner: in lebenden Zellen sind sie stets dem Protoplasma, meint dem farblosen protoplasmatischen Wandbelege eingebettet. Die von vielen Beobachtern beschriebenen Fälle, in welchen sie in farblosen sphärischen Tropfen aus Protoplasma (sogen. Bläschen) enthalten sind, oder frei im Zellsafte schwimmen, sind Artefacte oder Desorganisationsproducte, wie sie namentlich im Fleische saftiger, überreifer Früchte auftreten (vergl. S. 368).

1) Sachs in Bot. Zeit. 1865, p. 117. 2) Hildebrand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 61, 66.

Digitized by Google

Die Färbung pflanzlicher Gewebe beruht sehr häufig auf der Lösung eines Pigments in der Vacuolenflüssigkeit der Zellen, dem sog. Zellsafte; eines Pigments, welches selbstredend in Wasser löslich ist. In den Zellen, welche derartige Pigmentlösung in hoher Concentration, und zugleich in der Vacuolenflüssigkeit Aleuronkörper enthalten (§ 43), sind diese von dem Pigment imprägnirt: so in den violetten Blumenblättern von Viola tricolor, den rothen Stellen des Perigonium von Orchis mascula und anderen Orchideen. Die hier krystallinischen, intensiv blauviolett oder roth gefärbten Körper werden durch Wasser allmälig entfärbt[1]). — Diese Lösungen haben mannichfaltigste Farbentöne: Blau und Purpur in allen Abstufungen und Uebergängen in der unendlichen Mehrzahl der Fälle; gelb und orange z. B. in den Corollen gelbblühender Georginen[2]), den Narben aller Arten von Crocus; braun in den schwärzlichen Flecken der Stipulae von Vicia faba, den Corollenblättern von Delphinium elatum, grün in den Corollenblättern der Medicago media[3]). Farbenmengungen werden oft hervorgerufen durch das Nebeneinanderliegen verschieden gefärbter Zellen, noch öfter durch das Vorkommen von Farbekörperchen in Zellen mit gefärbter Vacuolenflüssigkeit z. B. gelber Farbekörperchen und violetter Lösung in den mittleren Zellen der Haare der kurzen Staubfäden von Tradescantia undulata, der purpurbraunen Flecken auf den Petalen von Tropaeolum majus; rothgelber Körperchen mit blasspurpurnem Zellsafte in vollreifen Früchten von Solanum Dulcamara, Chlorophyll und purpurne Lösung in vielen Epidermiszellen der Blätter von Vallisneria spiralis (viele andere Beispiele siehe bei Hildebrand a. a. O.).

§ 42.

Amylum.

Die meisten Gewächse bilden in dem Protoplasma ihrer Parenchymzellen feste Körner aus einem in kaltem Wasser unlöslichen[4]), in siedendem ausserordentlich stark aufquellenden Stoffe von der Cellulose isomerer chemischer Zusammensetzung, welcher unter allen bekannten Körpern allein mit den Membranen der Fruchtschläuche der Flechten die Eigenschaft theilt, bei Durchtränkung mit wässeriger Iodlösung allein, ohne Zutritt eines assistirenden Körpers, indigoblaue Farbe anzunehmen. Diese Körner sind das A m y l u m oder S t ä r k e m e h l.

Das Amylum ist im Pflanzenreiche noch weiter verbreitet, als das Chlorophyll[5]), insofern nicht allein alle chlorophyllhaltigen Pflanzen Amylum bilden, sondern auch viele chlorophylllose Gewächse Amylum führen. Die wenigen Phanerogamen, in deren Chlorophyllkörnern niemals Amylum angetroffen wird (S. 374), führen solches doch in anderen Theilen: z. B. Allium Cepa und fistulosum in den Wurzelhauben, Orchis militaris dort und in den Knollen, Asphodelus dort und im Rhizome. Auch die Florideen enthalten Amylumkörner: sie liegen hier nackt im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen, hier und da eingeschaltet zwischen die

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 6.

2) Hildebrand a. a. O. p. 64. 3) Derselbe a. a. O. p. 66.

4) Mit Wasser zerriebene Amylumkörner geben, nach Filtriren, eine schwach opalisirende Flüssigkeit, die mit Iod sich blau färbt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass hier in farbloser Flüssigkeit gequollene Amylumfragmente von blauer Farbe schwimmen. Die Quellung ist sehr wahrscheinlich eine Folge der beim Zerreiben nothwendig entwickelten Wärme.

5) »Systematische Uebersicht des Pflanzenreichs bezüglich des Vorkommens von Stärkekörnern« in Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 531.

Digitized by Google

von rothem Farbstoff mit durchtränkten Chlorophyllkörner[1]. In Nostochineen, Oscillatorineen und den übrigen Algenformen, deren Chlorophyll ein blauer Farbstoff beigemengt ist (S. 375), wurde bisher noch kein Amylum gefunden[2]. Dagegen enthalten viele absolut chlorophylllose Pflanzen reichlich Amylum. Zwar fehlt es der grossen Mehrzahl der sehr verschiedenen Verwandtschaftsgruppen angehörigen Zellenkryptogamen, welche der Sprachgebrauch, die Chlorophylllosigkeit derselben zum Kennzeichen nehmend, Pilze nennt; bei Saprolegnia aber kommen Amylumkörnchen in den Eysporen vor[3]. Die chlorophylllosen phanerogamen Parasiten und Pseudoparasiten enthalten zum Theil reichlich Amylum: so z. B. Cuscuta in der Stängelrinde, Orobanche und Lathraea in den unterirdischen Theilen[4], Cassytha im Stamm[5], Rhopalocnemis phalloïdes im Embryo[6].

Augenscheinlich ist die Bildung von Amylumkörnern in der Pflanze in der Regel ein Vorgang, durch welchen im Gewebe ein Vorrath von späterhin (bald oder nach längerer Ruhe) bei dem Aufbau neu zu bildender Organe (Gewebsmassen) zu verbrauchendem Stoff abgelagert wird. In grösster Quantität wird Amylum in den Organen angehäuft, welche bestimmt sind, als Reservenahrungsbehälter für weiterhin sich entwickelnde Sprossungen zu dienen: in Brutknospen (Zwiebeln, Knollen u. s. w.) der mannichfaltigsten Art, in Samen, in Pollenkörnern, in manchen Sporen. Feinkörniges Amylum findet sich ferner sehr allgemein in der nächsten Nachbarschaft der Vegetationspunkte der Stängel, Blätter und Wurzeln aller Gefässpflanzen, insbesondere in allen darauf untersuchten Wurzelhauben; offenbar dient es hier als Material zum Wachsthum der Membranen der neu sich bildenden Zellen[7]. Wo Fette (Oele) als Reservenahrung abgelagert sind, da tritt während der Verwendung derselben zu weiterem Wachsthum mehr oder minder massenhaft, aber sehr allgemein die Bildung von Amylum ein[8]. Um so auffallender ist die Erscheinung, dass viele zur Abstossung von der lebenden Pflanze bestimmte Organe reichlich und regelmässig Amylum enthalten. Die sich abblätternden peripherischen Zellschichten von Wurzelhauben zwar pflegen kein oder nur wenig Amylum zu enthalten. Dagegen sind die Trennungsschichten, plattenförmige Massen kleinzelligen Gewebes, welches an den Abfallstellen zur Abstossung bestimmter Blatt- und Stängelorgane gebildet wird, stets reich an Amylum[9], und nicht selten enthalten die abfallenden, keiner Weiterentwickelung fähigen Organe selbst dessen in ziemlicher Menge (Fruchtwand von Cucurbita Pepo z. B.). Auch in vielen saftigen Früchten geht ein beträchtlicher Theil dort angehäuften Amylums der Pflanze dadurch verloren, dass es nur theilweise zu Zucker oder anderen löslichen Stoffen umgebildet wird, und in diesem Zustande die Zellen des Parenchyms füllt, wenn die Frucht abfällt: so bei den Früchten von Musa, von Solanum tuberosum (die zur Reifezeit nicht selten noch unveränderte und halbzerstörte Amylumkörner enthalten) u. s. w.

Neu entstehende Amylumkörnchen treten als unmessbar kleine, punktförmige Körper im Protoplasma auf. Wenn sie, wachsend, solche Dimensionen erlangen, dass ihre Form erkannt werden kann, so zeigen sie sich zunächst genau kugelförmig. Dies gilt von allen Amylumkörnchen ohne Ausnahme, mag ihre

1) Rosanoff in Ann. sc. nat. 5. Sér. 4, p. 322. 2) Nägeli a. a. O. p. 532.
3) Pringsheim in N. A. A. C. L., 23, 1, p. 424. 4) Nägeli a. a. O. p. 555, 557.
5) Nägeli, p. 550. 6) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 6, p. 599.
7) Sachs in Pringsh. Jahrb. 3, p. 207. 8) Ders. ebend., p. 213.
9) v. Mohl in Bot. Zeit. 1860, p. 1, 132.

Digitized by Google

spätere Gestalt auch noch so sehr von derjenigen der Kugel abweichen [1]). Die Kugelform wird bei fernerem Wachsthume selten dauernd eingehalten, die ausgewachsenen Körner (oder zusammengesetzten Körner, siehe weiter unten) werden linsen-, ey- oder abgeplattet eyförmig; cylindrisch, auch unregelmässig gestaltet, selbst lappig. Längliche Amylumkörner weichen in mittleren Entwickelungs- und Grössenzuständen häufig weiter von der Kugelgestalt ab, als nach Erreichung des Maximum ihre Ausdehnung. In dem spätesten Stadium des Wachsthums wird das Verhältniss der Länge zur Breite für die letztere wieder günstiger, als zuvor [2]). Freiliegende Amylumkörner sind stets von gerundeten Flächen begränzt. Wenn dagegen Amylumkörner eine Zelle völlig ausfüllen, so platten sie sich durch gegenseitigen Druck ab und werden polyëdrisch: so z. B. im Endosperm von Zea Mays [3]).

Genau kugelige ausgewachsene Amylumkörner kommen u. A. vor in unterirdischen Stammtheilen von Valeriana officinalis, Rumex, in Orchisknollen; linsenförmige im Endosperm der Cerealien, eyförmige mit annähernd kreisrundem Querschnitt in den Kartoffeln; abgeplattet eyförmige oder stumpf-dreieckige oder stumpf-trapezoïdische in den Zwiebeln vieler Liliaceen und Amaryllideen, z. B. Tulipa, Leucojum, im unterirdischen Stamm von Canna; besonders langgezogene im Stamm von Alpinia Galanga, Dieffenbachia Seguina, Hemerocallis, Tamus communis; höckerige im Stamme von Cereus variabilis, in den Kotyledonen von Aesculus Hippocastanum, im Stamme von Isoetes lacustris; gelappte im Milchsafte der afrikanischen blattarmen oder blattlosen Euphorbien [4]).

Die Körner wachsen so lange, als sie mit dem Protoplasma, innerhalb dessen sie entstanden, in unmittelbarer Berührung bleiben, und als in der Zellhöhlung, innerhalb deren sie sich entwickeln, Raum für ihre Massenzunahme vorhanden ist. Man kann im Allgemeinen nach ihrer Grösse ihr Alter bemessen. In Zellen, welche eine grosse Vacuole enthalten, ragen die grösser werdenden Körner mit einem Theile ihrer Masse aus dem Wandbeleg heraus in die Vacuolenflüssigkeit hinein. An dieser von Protoplasma nicht mehr umkleideten Extremität nehmen sie fernerhin nicht merklich an Masse zu, während an dem anderen Ende das Wachsthum andauert. Die Körner erhalten längliche Formen. In solchen Zellen wird dem Wachsthum der frühest entstandenen Körner dadurch bei Zeiten eine Gränze gesetzt, dass die Volumenzunahme der nach ihnen im protoplasmatischen Wandbeleg sich bildenden Körner die älteren grösseren, welche nur noch mit einem kleinen Theil ihrer Masse in dem protoplasmatischen Wandbelege hineinragen, aus dem Protoplasma gänzlich herausdrängt, so dass sie in der Vacuolenflüssigkeit frei schwimmen (leicht zu beobachten in halbwüchsigen Kartoffelknollen oder Schnitten aus jungen Theilen unterirdischer Stämme von Canna, die einige Zeit in Alkohol gelegen haben und deren Protoplasma in Folge davon geronnen ist). Entstehen gleichzeitig sehr viele Amylumkörnchen im Protoplasma einer Zelle, und dehnen sie dasselbe durch ihr gleichmässiges Wachsthum der Art aus, dass die Vacuolenflüssigkeit eingeschluckt und verdrängt wird, so bildet das Protoplasma die Maschen eines körperlichen Netzes zwischen den Körnern, welche in den gegenseitigen Druck, den sie im geschlossenen Zellraum aufeinander üben, die endliche Begränzung ihres Wachsthums finden. So ist es in den

1) Nägeli a. a. O. p. 3, 219. 2) ebenda, p. 237.
3) Payen in Mém. prés. à l'ac. de sc. de l'Instit. de Fr. p. divers savants, 8, p. 232.
4) Nägeli a. a. O. p. 3, 4: daselbst noch viele weitere Beispiele.

Digitized by Google

innern Endospermzellen von Zea Mays. In der Jugend enthalten diese einen dünnen protoplasmatischen Wandbeleg. Dieser ist später von zahlreichen, gleich kleinen Amylumkörnchen durchsäet und dabei beträchtlich mächtiger. Weiterhin ist die Vacuole ganz verschwunden. Im reifen Samen[1]) füllen polygonale Amylumkörner, zwischen denen ein Maschenwerk mit Iod sich bräunender körniger Substanz verlauft, den Zellraum völlig aus. — Eine einzig dastehende Ausnahme von der Regel, dass nur im Protoplasma (dieses Wort im engsten Sinne genommen) Amylumkörner sich bilden und wachsen, bieten die Euphorbiaceen dar, welche in dem Milchsaft ihrer Milchsaftgefässe Amylumkörner, bei den afrikanischen Arten von sonderbarer, schenkelknochenähnlicher Form enthalten.

Amylumkörner, welche eine beträchtlichere Grösse erreicht haben, zeigen sehr gewöhnlich einen geschichteten Bau[2]): sie erscheinen auf dem optischen Durchschnitt zusammengesetzt aus gegen einander scharf abgegränzten Streifen verschiedenen, wechselnd stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, verschiedener Dichtigkeit. Amylumkörner, welche in mit Imbibitionswasser gesättigtem Zustande die Differenz der Lichtbrechung der Schichten sehr deutlich hervortreten lassen, erscheinen nur undeutlich oder gar nicht geschichtet, wenn sie durch Austrocknung dieses Wasser verloren haben. Die mikrochemischen Reactionen der dichteren und der minder dichten Schichten sind annähernd die nämlichen. Es beruht die Verschiedenheit der Dichtigkeit der Schichten demnach wesentlich auf relativ grösserem Wassergehalt der minder dichten, auf geringerem der dichteren Schichten.

Bei dem ersten Sichtbarwerden einer Differenzirung des heranwachsenden Korns in Parthieen verschiedener Dichtigkeit tritt allgemein eine Sonderung einer wasserhaltigeren inneren, relativ kleinern sphäroidischen Masse von einer wasserärmeren, dichteren peripherischen Schicht hervor. Jene wird als **Kern** des Amylumkorns bezeichnet. Der Kern ist in den meisten Fällen genau kugelig (Amylum der Kartoffelknollen, der unterirdischen Achsen von Canna u. v. A.) Seltener ist er linsenförmig (in den linsenförmigen Körnern der Cerealien z. B.), länglich (Amylum der Kotyledonen von Pisum und anderer Papilionaceen) bis linearspindelförmig (Amylum im Milchsaft afrikanischer Euphorbiaceen[3]). Der Kern liegt im Korn entweder central, so bei linsenförmig abgeplatteter und kugeliger Gestalt desselben, oder excentrisch. Alle excentrisch liegenden Kerne von Amylumkörnchen sind genau kugelig[4]). Die den Kern umgebende peripherische Masse ist nur bei grösseren Kernen aus mit einander abwechselnden Lamellen grösserer und geringerer Dichtigkeit zusammengesetzt. Die äusserste und die innerste, den Kern unmittelbar einschliessende dieser Lamellen gehören stets den dichteren Schichten an. Die innersten Schichten sind geschlossen, blasenförmig, vollständige Mäntel von Rotationskörpern. Bei Amylumkörnern von kugeliger oder wenig abgeplattet sphäroïdaler Form mit centraler Lage des Kerns verhalten sich auch die peripherischen Schichten ebenso. Bei Körnern von stark abgeplatteter Linsengestalt, und noch mehr bei solchen mit excentrischer Lage des Kerns ist die Zahl und die Dicke der Schichten in dem dicksten Theile der den Kern um-

1) Payen in Mem. Ac. sc. p. div. Savans., 8, p. 232.
2) Fritzsche in Poggend. Ann. 32, p. 129.
3) Nägeli a. a. O. p. 21—24. 4) ebendas., p. 21.

Digitized by Google

gebenden peripherischen Masse am grössten; die Mächtigkeit der Schichten nimmt von hier aus nach dem mindest dicken Theil der peripherischen Masse allmälig ab, und in der Nähe dieser dünnsten Stelle keilen die Schichten grossentheils sich aus. Die Mehrzahl der peripherischen Schichten solcher Körner hat Kappenform, ist mit ihrer Concavität dem Kerne zugewandt; zu ihm sind sie concentrisch; der Kern ist das Schichtencentrum des Korns. Eine durch die dicksten und dünnsten Stellen der Schichten gelegte Linie schneidet das Centrum des Kerns. Diese Linie heisst die Achse des Amylumskorns[1]). Sie ist meist eine gerade Linie, seltner eine Curve oder eine gebrochene Linie.

Ausnahmslos sind minder dichte Schichten zwischen dichtere eingeschlossen. Nie bildet eine schwächere lichtbrechende Schicht den Umfang eines Amylumkorns. Das Auskeilen nicht rings um den Kern verlaufender, kappenförmiger Schichten stellt immer in der Art sich dar, dass dichtere Lamellen gespalten, die schwächer lichtbrechenden in den Spalt eingeschaltet erscheinen. Die stärker lichtbrechende äusserste Lamelle des Korns verlauft ausnahmslos ringsum[2]).

Der geschichtete Bau tritt in Amylumkörnern von schliesslich eyförmiger oder sonst von der Kugelform abweichender Gestalt erst geraume Zeit nach dem Momente hervor, zu welchem die jungen Körner durch ungleichmässiges Wachsthum aus der Kugelgestalt in eine der definitiven ähnliche Form übergingen, welche innehaltend sie noch weiter wachsen. Die inneren Schichtencomplexe sammt Kern, deren Dimensionen den grössten Durchmessern der jüngeren, kleineren, noch keine Schichtung zeigenden Körnern gleich kommen, besitzen dann allgemein eine der kugeligen näher kommende Gestalt, als diejenige der ähnlich grosser jüngerer Körner es ist. »Die inneren Schichten von ausgebildeten Formen nähern sich bis auf eine ziemliche Grösse der Kugelgestalt, während ganze Körner von gleicher Grösse länglich, oder keilförmig zusammengedrückt sind[3]).«

Diese Thatsache ist ein entscheidender Beweis gegen die, in früherer Zeit vielfach gehegte Vorstellung, dass die lamellöse Structur der Amylumkörner ihren Grund in der successiven Auflagerung verschieden lichtbrechender Schichten auf die Flächen schon vorhandener Schichten habe[4]). Sie beweiset ohne Weiteres gegen die Ansicht[5]), dass diese Auflagerung neuer Schichten auf die Aussenfläche vorhandener Körner erfolge. — Mit dieser Vorstellung ist ferner das gelegentliche Vorkommen von lanzettlichen oder linealspindelförmigen, eingeschlossenen besonderen Schichtensystemen ohne Kern zwischen den in gewohnter Weise verlaufenden Lamellen geschichteter Körner kaum vereinbar, wie es sich in dem Stammparenchym des Cereus variabilis Pfeiff. nicht selten, im unterirdischen Stamme von Canna bisweilen findet[6]); und nicht minder spricht gegen sie der Umstand, dass nie und nirgends eine weichere Schicht als äusserste eines Korns irgendwelcher Grösse und Altersstufe erscheint, sondern dass die peri-

---

1) Nägeli, p. 21.

2) Wo auf den ersten Blick die peripherischen Schichten seitlich frei zu endigen scheinen, wie z. B. in Stamm von Dieffenbachia Seguina, in unreifen Früchten von Solanum tuberosum, da ergiebt sich bei Anwendung der vollkommensten optischen Hülfsmittel das oben ausgesprochene Verhältniss. Die kappenförmigen Schichten laufen nur dann mit ihren Rändern seitlich frei aus, wenn die Körner bereits durch von Aussen her vorschreitende Auflösung corrodirt und der äussersten, umhüllenden Schicht beraubt sind: so in reifen Früchten der Kartoffel.

3) Nägeli a. a. O. p. 219.

4) Ausgesprochen zuerst durch Fritzsche (a. a. O.); später z. B. durch v. Mohl in Wagner's Hdwb. d. Physiol., p. 207.

5) welche Fritzsche zu begründen suchte.

6) Nägeli a. a. O. p. 219.

Digitized by Google

pherische Schicht kleinster, mittelgrosser und grösster Körner stets die grösste Dichtigkeit besitzt[1]). Aber auch die Auffassung, dass der Innenfläche der jeweiligen innersten der vorhandenen Schichten successiv neue Schichten wechselnd von dichterer und minder dichter Substanz aufgelagert würden, ist nicht durchführbar[2]). Nicht allein, dass diese Behauptung nur eine Umschreibung des Ausdrucks sein würde, dass im Innern der bis dahin gleichartigen Substanz des stets soliden Korns eine Differenzirung in Schichten verschiedener Dichtigkeit eintrete. Sie ist auch unvereinbar mit der Thatsache der Zunahme der Zahl unvollständig umhüllender, kappenförmiger Schichten nach Anlegung der ersten solcher in Körnern mit sehr excentrischem Kern.

Die Amylumkörner wachsen nach allen Diesem lediglich durch Intussusception; und zwar sind alle Theile, peripherische wie centrale, eines Korns des Wachsthums fähig, wenn auch die Massenzunahme in verschiedenen Regionen in differenten Richtungen und mit sehr verschiedener Intensität erfolgen kann und erfolgt. In jungen, etwa 2 Mill. langen Knollen, in unreifen Früchten von Solanum tuberosum zeigen die Amylumkörner, welche die erste Andeutung der Differenzirung der Substanz in Parthieen verschiedener Dichtigkeit erkennen lassen, ausnahmslos zuerst das Auftreten des Kerns als einer sphärischen Masse geringen Umfangs, deren Dimensionen denen des Kerns ausgebildeter Körner ungefähr gleichkommen und (bei einfachen Körnern) fortan nicht erheblich zunehmen. Der Kern wird höchst selten in noch kugeligen Körnern sichtbar, meist erst in solchen deren Länge die Breite um mindestens die Hälfte übertrifft. Beim ersten Sichtbarwerden liegt er dann bereits stark excentrisch. An etwas grösseren und älteren Körnern (von beiläufig $\frac{1}{6}$ der Länge der völlig ausgewachsenen) werden minder dichte Schichten in der den Kern umschliessenden Substanz sichtbar: bald zuerst eine den Kern umschliessende von Form des Mantels einer Kugel oder eines Ellipsoïds, bald noch von dieser eine oder mehrere meniskenförmige in den vom Kerne entfernteren Theilen des Korns. Beide Fälle finde ich etwa gleich häufig. Mit zunehmender Grösse der Kerne vermehrt sich rasch die Zahl der minder dichten Schichten: sowohl die der geschlossenen als die der kappenförmigen, die der ersteren meist beträchtlicher: offenbar durch Spaltung der Schichten aus dichterer Substanz und Einschaltung einer Lamelle aus weicherer Masse in der Spalte[3]).

Neue Schichten bilden sich da, wo dichtere Schichten in Richtung senkrecht zu ihren Flächen über ein gewisses Maass hinaus an Masse zugenommen haben. Die Umgränzung der neuen Schicht ist bedingt durch die Richtung des vorausgegangenen Dickenwachsthums der Schicht, in welche sie sich einschaltet. Sie erlangt die grösste Mächtigkeit an der Stelle, an welcher jenes Wachsthum am intensivsten war. Ihre eigene Massenzunahme führt das Wachsthum des ganzen Kerns zunächst in der bisher eingeschlagenen Richtung weiter. — In allen Theilen eines wachsenden Amylumkorns können neue Wachsthumsrichtungen auftreten. Ueberwiegen diese neuen Richtungen an Intensität die zuvor bestandene Richtung lebhaftesten Wachsthums, so erfolgt eine Modification der Anordnung der Schichten: die Achse des Korns wird eine Curve, oder es treten (bei plötzlichem Eintritt der neuen Richtung) zu der bisherigen ganz neue Achsen hinzu:

---

1) Nägeli, p. 220.

2) Den Versuch zur Durchführung machte u. A. Walpers: Flora 1852, p. 689.

3) Nägeli (a. a. O. p. 232) kam in Bezug auf den Beginn der Schichtenbildung zu anderen Ergebnissen. Nach ihm vergrössert sich der Kern (noch während das Korn Kugelgestalt hat), theilt sich nach Erreichung eines bestimmten Umfangs in drei Parthieen verschiedener Dichtigkeit, von denen die innerste einen neuen kleineren Kern darstellt, die mittlere (dichtere) und die äusserste (weniger dichte) die Form von Kugelmänteln haben. Mir sind bei oft wiederholter, mit den besten optischen Hülfsmitteln unternommener Untersuchung der unzweifelhaft zur Untersuchung besonders geeigneten, jungen amylumführenden Organe der Kartoffel keine Thatsachen vorgekommen, welche für Nägeli's Auffassung sprächen.

Digitized by Google

das Korn enthält dann innerhalb der geschlossenen äussersten Schicht mehrere differente Schichtensysteme. So z. B. bei den unregelmässig gestalteten Körnern in Marke vieler Arten von Cereus, im Parenchym des Stammes von Dieffenbachia Seguina.

Die Massenzunahme wachsender Amylumkörner ist im Allgemeinen intensiver im Innern des Korns, als in dessen peripherischen Schichten. Die letzteren wachsen in vielen Fällen (namentlich bei einzelnen halbzusammengesetzten Körnern mit dünner gemeinsamer umhüllender Schicht) fast ausschliesslich in Richtung der Flächen; die ersteren nehmen an Fläche und Dicke zu[1]). — In manchen Körnern überwiegt das Flächenwachsthum der peripherischen Schichten das der inneren. Dann entstehen im frischen, wachsenden, in der lebenden Zelle eingeschlossenen Amylumkorne Spalten, welche auf den Kern strahlig zulaufend, die inneren Schichtensysteme rechtwinklig zu deren Flächen durchsetzen (sehr deutlich z. B. in den Früchten von Solanum tuberosum). Amylumkörner von gestreckt-ovaler Form und mit sehr excentrisch gelagertem Kerne und mit vielen meniskenförmigen Schichten halten während ihres Wachsthums ein bestimmtes Lagenverhältniss zu dem protoplasmatischen Wandbelege der Zelle ein, in welcher sie sich ausbilden: sie sind mit dem, vom Kerne fernsten Ende in das Protoplasma eingesenkt und haften in diesem, das Ende welches den Kern enthält, ragt in die Vacuolenflüssigkeit hinein[2]). Wo solche Amylumkörner gelappte Formen besitzen, da berührt die Endigung eines jeden Lappens den Wandbeleg der Zelle.

Halbzusammengesetzte Amylumkörner. Nicht selten kommen Amylumkörner vor, welche innerhalb eines Systemes peripherischer concentrischer Schichten eingeschlossen, zwei oder mehrere besondere Schichtensysteme des Innern zeigen. Das Korn enthält zwei oder mehrere Kerne; jeder dieser Kerne ist von einer Anzahl schaliger Schichten umgeben, und die beiden (oder mehreren) Schichtencomplexe sind von einer Anzahl schaliger Schichten eingehüllt[3]). Solche halbzusammengesetzte Körner finden sich einzeln unter einfachen, z. B. in den Knollen von Solanum tuberosum, in unterirdischen Stammtheilen von Canna, häufig im Marke der grossen Arten von Cereus. Die meisten sind solche mit excentrischem Kerne; Körner mit centralem Kerne sind selten halb zusammengesetzt: es finden sich solche in den Makrosporen der Marsilea pubescens[4]). Die Entwickelung der halbzusammengesetzten Körner erfolgt bei den grossen Formen, welche der Beobachtung der Entwickelung zugänglich sind, wie die von Solanum, Canna, auf zwei verschiedenen Wegen: am häufigsten in der Art, dass statt eines einzigen Kerns zwei (oder mehrere) in dem Schichtencentrum sich bilden. Die Masse des bisherigen Kerns nimmt an Grösse, dann an Dichtigkeit zu, und in ihr scheiden sich zwei neue Kerne, kugelige Substanzpar-

1) Nägeli, p. 236.

2) Crüger in Botan. Zeit. 1854, p. 46; Tf. 2, fig. 13—22 (Abbildungen von, wachsendes Amylum enthaltenden Zellen aus Stämmen von Dieffenbachia, Costus, Philodendron). Man kann diese Thatsache sehr leicht an Schnitten aus dem Parenchym unreifer Früchte von Solanum tuberosum constatiren, die man in Alkohol hat erhärten lassen. — Dass die äusserste, dem Protoplasma eingebettete Schicht solcher Amylumkörner eine von der übrigen Substanz in ihrer Reaction gegen Iod abweichende Beschaffenheit besitze, wie Crüger angiebt, kann ich nicht bestätigen.

3) Fritzsche in Poggend. Ann. 23, 1834, Tf. 2. 4) Nägeli a. a. O. p. 35.

Digitized by Google

thieen minderer Dichtigkeit aus, deren wachsende Umgebungen durch fortgesetzte concentrische Spaltung in Lamellen verschiedener Dichtigkeit besondere Schichtensysteme bilden. Dieser Process kann auf jeder Alters- und Grössenstufe der Körner eintreten, so dass die eingeschlossenen Schichtensysteme bald relativ klein, und von einer mächtigen Lage beiden gemeinsamer umhüllender Schichten umgeben sind, bald umgekehrt. Entstehen in einem Korn mit excentrischem Kern zwei neue Kerne, so liegen diese in einer zur Achse des Korns rechtwinkligen Linie; bei platten Körnern in der Fläche der grössten Ausdehnung des Korns. Die eingeschlossenen Schichtensysteme (Theilkörner) wachsen an den einander zugewendeten Seiten am intensivsten. Der Kern eines jeden ist an der nach der Peripherie des zusammengesetzten Korns gewendeten Seite von den wenigsten und mindest dicken Schichten umhüllt. Die eingeschlossenen Schichtensysteme zeigen ein um so stärkeres Wachsthum, je näher sie dem mathematischen Centrum des halbzusammengesetzten Korns liegen. Sind sie stark excentrisch gelagert, so bleibt ihr Wachsthum sehr hinter demjenigen der umhüllenden Schichten zurück, welche in die Mittelgegend des halbzusammengesetzten Korns fallen[1]). In diesen Wachsthumsverhältnissen eingeschlossener besonderer Schichtensysteme giebt sich mit besonderer Deutlichkeit das, S. 385 erwähnte, stärkere Wachsthum des Innern der Amylumkörner, das relativ geringere der Peripherie derselben zu erkennen.

Das Wachsthum der so gebildeten Theilkörner geht durchgehends rascher vor sich, als dasjenige der Substanz, welcher sie eingelagert sind. Diese wird unter Spannung versetzt, und diese Spannung führt endlich zur Aufhebung der Continuität, zur Bildung eines Risses zwischen beiden Theilkörnern, die als zarte dunkle Linie auftritt, an weiter ausgebildeten halbzusammengesetzten Körnern aber deutlich zu einer nur mit Wasser angefüllten, ziemlich weiten Spalte sich ausbildet, welche oft eine Strecke weit in die gemeinsamen umhüllenden Schichten des halbzusammengesetzten Korns eindringt[2]).

Die zweite, seltnere Form der Bildung von Theilkörnern in halbzusammengesetzten Körnern besteht in der excessiven Verdickung einer bestimmten Stelle einer Schicht, welche Stelle annähernd halbkugelige Form annimmt; dem Auftreten eines weichen Kerns und weiterhin zu diesem Kern concentrisch schaliger Schichten in der verdickten Stelle. Auch hier bildet sich, in Folge relativ stärkeren Wachsthums des neuen Theilkorns, zwischen ihm und dem inneren Theile des alten Korns eine Trennungsspalte, und diese dringt bisweilen eine Strecke weit in die umhüllenden Schichten des alten Korns ein[3]).

Zusammengesetzte Amylumkörner. Von der Entwickelung der halbzusammengesetzten Amylumkörner ist die der zusammengesetzten, so weit sie überhaupt bekannt ist, nur gradweise verschieden: nur dadurch, dass die Trennungsspalten bis an die Aussenfläche der Körner vordringen, und dass so das Korn in eine Anzahl von Bruchkörnern zerklüftet wird.

Die zusammengesetzten Amylumkörner kommen sehr häufig vor; ihre Formen und ihre Structur sind sehr mannichfach. Pflanzentheile, in welchen sie sich vorfinden, enthalten neben ihnen einfache Körner nur in geringerer Zahl. Aus zweien oder vieren, nach den Ecken eines Tetraeders gestellten Theilkörnern besteht z. B. das Amylum der Adventivwurzeln der

1) Nägeli, p. 253. 2) ebendas., p. 255. 3) ebendas., p. 253.

verschiedenen Arten von Smilax (der Sarsaparille); aus 2—4 in einer Ebene liegenden das in den Knollen von Colchicum autumnale, aus 6—16 das des unterirdischen Stammes von Arum maculatum. Im Amylum vieler Samen, namentlich im Perisperm der Pflanzen aus der Gruppe der Curvembryosae, ferner im Endosperm von Festucaceen, im Perisperm von Hedychium steigt die Zahl der Theilkörner sehr hoch: bei Hedychium, Festuca über 8000, bei Chenopodium über 14000, bei Spinacia über 30000[1]).

Der Ermittelung des Entwickelungsganges zusammengesetzter Amylumkörner setzt in den meisten Fällen die Kleinheit des Objects ein schwer übersteigliches Hinderniss entgegen. Auch solche, deren ausgewachsene Theilkörner ziemlich gross sind, gehen schon in früher Jugend, bei äusserster Kleinheit, in den zusammengesetzten Zustand über. So z. B. finde ich die Amylumkörner der Wurzelrinde von Smilax medica in 2 Ctm. Entfernung von der wachsenden Spitze lebender Wurzeln bei einem Durchmesser von 3—4 Mmm. zum Theil schon in vier tetraëdrisch geordnete Theilkörner zerklüftet, die dann, fortwährend zusammenhaltend, bis auf 25 Mmm. Durchmesser jedes Theilkorns wachsen.

Die Beziehungen des Schichtenverlaufs von Bruchkörnern mit excentrischen Kernen zu dem der Schwesterkörner sind dieselben, wie bei den Theilkörnern halb zusammengesetzter Körner.

Als eine eigenthümliche Form zusammengesetzter Amylumkörner, welche zeitig in Bruchkörner zerfallen, dürften die kugelmantelförmigen Massen aus Amylum zu betrachten sein, welche im Chlorophyll von Zygnemaceen, Conjugaten u. v. a. Algen[2]) sich bilden (S. 370). In jungen Zuständen erscheinen diese Hohlkugeln als homogene, mit Iod sich bläuende Masse. Ueber ihre spätere vollständige Zerklüftung kann kein Zweifel sein (vergl. die Abbild. von Bryopsis, S. 369).

Chemische Constitution des Amylum. Die Amylumkörner sind, übereinstimmend mit der Cellulose (S. 239) aus Kohlenstoff und den Elementen des Wassers nach der Formel $C_6H_{10}O_5$ (für bei 100° C. getrocknetes Amylum) zusammengesetzt[3]). Diesem Stoffe fremdartige Substanzen kommen in den Amylumkörnern nur in äusserst geringer Menge vor. Namentlich hinterlassen sie nach dem Verbrennen nur Spuren von Asche.

Die charakteristische chemische Reaction des Amylum ist die blaue Färbung, welche es bei Zutritt von Iod durch Einlagerung von Iodtheilchen annimmt. Die Bläuung erfolgt nur, wenn das Amylum Imbibitionswasser enthält[4]). Wasserhaltiges Amylum bläuet sich sowohl, wenn das Iod in wässeriger oder mit Wasser mengbarer Lösung (in Alkohol, Aether, Iodkalium z. B.), als auch in mit Wasser unmengbarer Lösung (in fetten Oelen z. B.) oder in Form von Dämpfen an dasselbe tritt. Die Einlagerung des Iod geschieht sehr rasch. Wasserfreies Amylum wird von Ioddämpfen oder von Lösung des Iods in absolutem Alkohol nur äusserst langsam durchdrungen; die Färbung ist dann braungelb[5]).

Durch längere Digestion in Speichel bei 45—55° C. kann den Amylumkörnern die mit Iod sich bläuende Substanz entzogen werden. Bei solcher Behandlung schwindet das Volumen der Körner beträchtlich (Verminderung der Durchmesser bis auf $^2/_3$), und es bleibt von jedem Korne ein System sehr zarter, in

---

1) Nägeli a. a. O. p. 5. — Zusammenstellung zusammengesetzter Amylumformen aus unterirdischen Pflanzentheilen auch bei Münter in Bot. Zeit. 1845, p. 202.

2) Vgl. namentlich Nägeli a. a. O. p. 403.

3) Payen in Ann. de Chimie et Phys. 65, p. 253; mém. p. div. Sav. 8, p. 253; Mulder physiol. Chemie übers. v. Moleschott, p. 217.

4) v. Mohl in Wagner's Handwb. 4, p. 207.

5) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 14. Februar.

einander geschachtelter Membranen zurück, deren Anordnung derjenigen der dichteren Schichten des Korns entspricht. Diese übrig bleibenden Hüllen sind aber um Vieles dünner, als die dichteren Schichten. Die hierbei stattfindende Auflösung eines grossen Theiles der Substanz ist eine allmälige, im Allgemeinen von der Peripherie zum Centrum vorschreitende. Doch kommen in dem Vorrücken der Auflösung die mannichfaltigsten Unregelmässigkeiten vor, so dass häufig ein scharf begränzter Ausschnitt eines Korns vorerst intact bleibt, während der übrige Theil sich löset, oder dass die Auflösung in die nicht veränderte Substanz eines Korns kanalförmig tief eindringt. Die übrig bleibenden Hüllen zeigen gegen Iod die mikrochemischen Reactionen der Cellulose[1]).

Nach Melsens[2]) lässt auch durch organische Säuren, Pepsin und Diastose die mit Iod sich bläuende Substanz aus den Amylumkörnern sich ausziehen. — Sehr lange, gegen oder über ein Jahr dauernde Einwirkung von verdünnter Schwefel- oder Salzsäure führt ebenfalls dahin, dass die Körner (nach Auswaschung) bei Zusatz von Iodwasser sich nicht mehr blau, sondern gelblich färben, oder farblos bleiben[3]).

Nägeli zieht aus diesen Thatsachen den Schluss, dass die Amylumkörner aus einer Verbindung von Cellulose und einem dieser isomeren, mit Iod sich bläuenden Körper bestehen, welchen er Granulose benennt[4]). Cellulose und Granulose sind in jedem Punkte des Amylumkorns mit einander verbunden. In den dichteren Schichten aber überwiegt relativ die Menge der Cellulose, in den minder dichten die der Granulose. Je reicher der Gehalt an letzterer, je löslicher ist eine gegebene Stelle des Korns in den genannten Lösungsmitteln.

Diese Auffassung hat unzweifelhaft den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit. Zur vollständigen Beweisführung bedarf sie noch der makrochemischen, quantitativen Analyse der durch die Menstrua gelösten Substanz sowie der zurückbleibenden Hüllen. Diese zur Zeit noch fehlende Analyse wird sehr wahrscheinlich den Nachweis der Identität der Zusammensetzung dieser beiden Körper unter sich und mit dem Amylum ergeben. Immerhin ist es aber denkbar, wenn auch nicht wahrscheinlich, dass die Einwirkung jener Lösungsmittel eine Umsetzung der zuvor homogenen Substanz des Amylum in zwei neue Körper hervorrufe, deren einer löslich, der andere unlöslich ist, und die möglicherweise eine von der des Amylum ganz verschiedene chemische Zusammensetzung haben. — Dass die Grundlage der, mit der Nägeli'schen einigermaassen verwandten Ansicht Maschke's[5]), die Amylumkörner beständen aus abwechselnden Schichten von Cellulose und Amylumsubstanz, durch Wiederholung der Beobachtungen nicht bestätigt wird, und dass — auch abgesehen davon, — diese Ansicht nicht haltbar sei, ist bereits durch Nägeli dargelegt[6]). — Gegen den Einwurf v. Mohl's[7]), die Substanz der zurückbleibenden Hüllen sei nicht mit der Cellulose zu identificiren, da sie in ihrem Verhalten gegen polarisirtes Licht, durch ihre leichte Löslichkeit in Kalilauge, Chlorzinkiodlösung, Kupferoxydammoniak, Salpetersäure und Salzsäure sich unterscheide, hat Nägeli zutreffend bemerkt[8]), dass ein mit dem des Amylums übereinstimmendes Verhalten gegen polarisirtes Licht, eine gleich leichte Löslichkeit in jenen Flüssigkeiten auch Membranen zukomme, deren Zusammensetzung aus Cellulose durch v. Mohl selbst zugestanden wird.

---

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 113. 2) l'Institut. 1857, p. 161.
3) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1863, 13. Juni.
4) Nägeli in pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 181.
5) Maschke in Erdmann's Jahrb. f. prakt. Chemie, 1852, 2, p. 400.
6) a. a. O. p. 182. 7) Bot. Zeit. 1859, p. 225.
8) Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 13. Juni.

Digitized by Google

Verhalten des Amylum zum polarisirten Lichte. Ganz junge, kleine Amylumkörner sind isotrop. Sehr bald aber werden sie doppeltbrechend; lange bevor in den wachsenden Körnern die besten Mikroskope eine Spur von Schichtung erkennen lassen. Die Polarisationsebene der aus dem Amylumkorn austretenden extraordinären Strahlen steht senkrecht auf der Schichtung des Korns, die der ordinären dem Schichtenlaufe parallel; übereinstimmend mit den Membranen von Caulerpa und cuticularisirten Schichten von Zellhäuten (S. 340)[1]. Da bei Betrachtung von Amylumkörnern im Mikroskope die Wirkung der optischen Durchschnittsansichten der Schichten weit diejenige der Flächenansichten übertrifft, so erscheint jedes Amylumkorn im Polarisationsmikroskop mit einem schwarzen Kreuz bezeichnet, das bis an den Kern des Korns reicht, und dessen Arme hier, im Kerne, sich schneiden. Der Winkel, unter dem die dunkeln Streifen sich schneiden, ist ein rechter, wenn der Kern in der Ansichtsebene des Korns central liegt; ein spitzer, wenn er excentrisch ist. Starke Compression eines Amylumkorns ändert nichts an der Art der Doppeltbrechung. — Die doppeltbrechenden Eigenschaften der Hüllen, welche nach Digestion von Amylumkörnern in Speichel u. s. w. zurückbleiben, sind die nämlichen, wie die der frischen Körner[2]. Die Stellung der Polarisationsebenen bleibt in ihnen ungeändert.

Von der Isotropie junger Amylumkörner überzeugt man sich mit Leichtigkeit bei Untersuchung eines jeden Durchschnitts eines jugendlichen, Stärkemehl bildenden Gewebes (z. B. einer erbsengrossen Kartoffel) im gefärbten Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops. Die Amylumkörner in den jüngsten Zellen modificiren gar nicht die Farbe des Gesichtsfeldes. Sie bleiben in der Kartoffel einfach brechend bis sie einen Durchmesser von 4 Mmm. überschritten haben. Je älter (und nur im Allgemeinen grösser) die Körner sind, um so intensiver ist ihre Doppeltbrechung. Kleine, 4—5 Mmm. Durchm. haltende Körnchen aus alten Winterkartoffeln sind stark doppeltbrechend. In Chlorophyllkörnern eingeschlossene, oder aus solchen befreite Amylumkörner zeigen ganz in der Regel keine Spur von Doppeltbrechung. — Werden Amylumkörner durch Kalilauge, Chlorcalciumlösung, Kupferoxydammoniak, heisses Wasser zum Aufquellen gebracht, so verschwindet die Doppeltbrechung bald nach dem Beginn der Volumenzunahme; in der äussersten Schicht etwas später, als in der inneren Masse (bei langsamer Einwirkung des Quellungsmittels wird bisweilen ein centraler Theil der Masse des Korns verschont, während die Peripherie schon quillt. Auch in solchen Fällen[3]) zeigt sich der spätere Verlust der Doppeltbrechung der äussersten Schicht). Amylum, welches durch Röstung in Dextrin übergeführt wurde, verliert die doppeltbrechende Eigenschaft. Im käuflichen, aus Kartoffelstärkmehl durch mässiges Erhitzen bereiteten weissen Dextrin findet man neben Körnern, deren Doppeltbrechung nicht beeintrachtigt wurde, alle möglichen Uebergangsstufen zu einfach brechenden, mehr oder weniger desorganisirten Körnern (die immer noch durch Iod violet gefärbt werden). Braunes käufliches Dextrin enthält nur noch vereinzelte schwach doppeltbrecheden Körner.

Das Amylum ist noch besser geeignet, die Entdeckung Nägeli's vorzuführen, dass Spannungsverhältnisse an der Doppeltbrechung organisirter Substanzen unbetheiligt sind, als die Zellmembranen. Unterwirft man eine im gefärbten Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskops liegende isotrope kleine Glaskugel einem sehr mässigen Drucke, indem man eine Glasplatte auf sie legt und schwach presst, so flammt sie sofort in der intensivsten Interferenzfarbe auf. Amylumkörnchen dagegen kann man bis zum Bersten quetschen, ohne dass unter gleichen Verhaltnissen ihre Beziehungen zum polarisirten Lichte sich ändern.

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 1.
2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1859, p. 236.
3) Deren Schacht einen abbildet: Anat. u. Physiol. 1, Tf. 4, fig. 23.

Digitized by Google

Imbibition von Flüssigkeiten. Das aus lebhaft vegetirenden Pflanzenzellen genommene frische Amylum enthält beträchtliche Mengen von Imbibitionswasser, bis über 40% seines Gewichts. Durch längeres Liegen in völlig trockner Luft oder im Vacuum bei gewöhnlicher Temperatur verliert es von diesem Wasser bis auf 10%; diesem letzten Rest von Imbibitionswasser giebt es nur bei andauernder Erwärmung auf 100° C. im Vacuum ab. Lufttrocknes oder völlig trockenes Amylum condensirt Wasserdampf mit Energie. Die Wasserabgabe ist mit entsprechender Volumenabnahme, die Wassereinlagerung mit Volumenzunahme verbunden [1]).

Die minder dichten Parthieen geschichteter Amylumkörner geben bei Wasserverlust relativ grössere Mengen von Flüssigkeit ab und verringern ihr Volumen beträchtlicher, als die dichteren. Dieser Gegensatz ist am schroffsten zwischen der äussersten Schicht einerseits, dem Kern andrerseits. Austrocknende Körner sowie solche, welchen man durch Alkohol Wasser entzieht, erhalten deshalb häufig Risse und Spalten im Innern: die weiche Substanz zieht sich stärker zusammen, als die dichtere festere Hüllschicht, an welcher sie haftet; sie geräth unter negative Spannung, die endlich den Zusammenhang aufhebt. Die Risse und Spalten gehen meist vom Kern aus, welcher zu einer Höhlung sich umwandelt, und durchsetzen rechtwinklig die Schichten. Bei excentrisch geschichteten Körnern nehmen die Risse auch bisweilen im mathematischen Mittelpunkte des Korns ihren Ursprung, und gehen von hier nach der Peripherie. Die Risse und Spalten sind mit einem Gase gefüllt. Ein Amylumkorn, welches durch Wasserverlust Risse erhalten hat, nimmt bei neuer Zufuhr von Wasser die frühere Gestalt nicht vollkommen wieder an. Die Risse füllen sich mit Flüssigkeit, aber sie schliessen sich nicht wieder vollständig [2]).

Die Imbibitionsfähigkeit des Amylum für Wasser wird durch eine Erhöhung der Temperatur auf beiläufig 55° C. mächtig gesteigert. Die weicheren Theile der Körner werden davon zuerst beeinflusst: sie schwellen und in einzelnen Körnern sprengen sie die dichte peripherische Schicht. Die Volumenzunahme dabei beträgt ungefähr 0,45. An jungen Amylumkörnern tritt diese Erscheinung bei einer etwas niedrigeren Temperatur ein, als bei völlig ausgewachsenen. Bei Erhöhung der Temperatur auf 60° nimmt das Anschwellen und Sprengen der äussern Schichten rasch zu; das Volumen des Bodensatzes von Amylumkörnern in einer grösseren Wassermenge auf mehr als das Doppelte des ursprünglichen. Die ausgetretene innere Substanz vertheilt sich in der Flüssigkeit, die bei Iodzusatz eine intensiv indigblaue Farbe annimmt. Steigt die Temperatur auf 72°, so schwellen auch die gesprengten Hüllschichten weiter an, vorwiegend in Richtung ihrer Flächen. Mehr und mehr auch von ihrer Substanz vertheilt sich in der Flüssigkeit. Nähert sich die Temperatur der Siedhitze, so werden diese Einwirkungen noch gesteigert, und die Umbildung der Amylumkörner zu Kleister wird vollständig [3]). Die Substanz auch der dichtesten Schichten, einschliesslich der peripherischen, vertheilt sich bei lange dauernder Einwirkung vielen heissen Wassers in so kleinen Theilchen in demselben, dass dicke Schichten der Flüssigkeit noch durchsichtig erscheinen. Diese anscheinende Lösung geht aber nicht durch

1) Payen in Mém. p. div. sav. 8, p. 252. 2) Nägeli a. a. O. p. 44.
3) Payen a. a. O. p. 258.

Digitized by Google

unverletzte Pflanzenmembranen [1]), und die mikroskopische Untersuchung nach Iodzusatz lässt noch zusammenhängende excessiv gequollene Körner oder Bruchstücke von Körnern in der Flüssigkeit erkennen [2]). — Es treten auch die dichtesten Schichten allmälig in den höchsten Grad der Quellung, und endlich in den der feinsten Vertheilung ein, welchen die mindest dichten schon zu Anfang der Einwirkung der höheren Temperatur erfahren. Da in den dichteren Schichten die Masse fester Substanz grösser ist, so besitzt deren Masse selbstredend den grössten Quellungscoëfficienten [3]). — Kaltes Wasser, welches bestimmte Mengen kaustischer Alkalien, oder Kupferoxydammoniaks, Chlorcalciums, von Schwefel- oder Salpetersäure enthält, wirkt in ähnlicher Weise quellungerregend wie heisses Wasser. — Anisodiametrische Amylumkörner nähern beim Aufquellen ihre Gestalt der Kugelform — eine Erscheinung die beim Aufquellen aller imbibitionsfähigen Körper vermöge der durch Wassereinlagerung gesteigerten Verschiebbarkeit der Theilchen eintritt. Der erweichte Körper folgt mehr und mehr der Formgestaltung der Flüssigkeitstropfen. Zuvor kommen häufig, in Folge ungleichraschen Quellens differenter Theile, Formveränderungen anderer Art, selbst Drehungen zu Stande. Die ungleiche Geschwindigkeit des Quellens führt ferner häufig zur Bildung von Spalten in der inneren Substanz: sowohl zwischen den Schichtenflächen belegener, als auch solcher, welche die Schichtenflächen senkrecht durchsetzen [4]). Die längere Einwirkung einer Quellungsflüssigkeit, welche das zur Einleitung der Quellung erforderliche Minimum der Temperatur oder der Concentration besitzt, führt die Aufquellung bis zur äussersten Gränze, bis zur feinsten Vertheilung der festen Substanz in der Flüssigkeit, hinreichende Dauer der Wirkung vorausgesetzt. Höhere Temperaturen oder Concentrationen beschleunigen nur den Verlauf des Hergangs [5]). — Trocknes Amylum, welches bis 200° C. erhitzt wurde, wird (unter partieller Umwandlung seiner Substanz in Dextrin) in kaltem Wasser quellungsfähig. Zum Aufquellen gebrachte Körner kehren nicht in den früheren Zustand zurück, wenn die Quellungsursache entfernt, beziehendlich die quellungerregende Imbibitionsflüssigkeit durch Auswaschen oder Neutralisation ihnen entzogen wird. Sie verkleinern sich dann nur in geringem Maasse.

Alkohol und Iodlösungen werden von den Amylumkörnern in geringeren Mengen imbibirt. Ihr Zutritt zu mit Wasser durchtränkten Körnern wirkt Wasserentziehend. Dies tritt besonders an aufgequollenen Körnern in der sehr bedeutenden Volumenverminderung deutlich hervor, welche erfolgt, wenn solche mit Alkohol oder mit Iodwasser behandelt werden. Es beträgt diese Verkürzung der Durchmesser für gequollenes Kartoffelamylum bei Zusatz von Iodwasser bis zu 40% [6]).

Eine wirkliche Lösung des Amylum tritt dann ein, wenn dasselbe mit verdünnter Schwefelsäure erhitzt wird. Die mit Iod sich blau färbende Flüssigkeit geht durch unverletzte thierische [7]) und pflanzliche [8]) Membranen.

Die Verwendung von Amylumkörnern zum Baustoff neuer Organe in der lebenden Pflanze bedingt eine vorgängige Auflösung derselben; eine Umwandlung

1) Payen a. a. O. p. 261. 2) Nägeli a. a. O. p. 168. 3) Derselbe a. a. O. p. 67.
4) Nägeli a. a. O. p. 75, 81. 5) Derselbe a. a. O. p. 66. 6) Derselbe a. a. O. p. 67, 91.
7) Béchamp in Compt. rend. 39, p. 653. 8) Nägeli a. a. O. p. 172.

Digitized by Google

zu einem Stoffe, welcher in Wasser gelöst durch die Zellmembranen zu diffundiren vermag. Diese Lösung entbehrt der Fähigkeit, mit Iod sich zu bläuen. — Dieser Verflüssigung der Amylumkörner geht kein irgend erhebliches Aufquellen derselben voraus. Sie werden von aussen her angegriffen, corrodirt; und es schreitet der Auflösung entweder allmälig von Aussen nach Innen vor — an einzelnen Stellen indess rascher als an anderen; bei langgezogenen Körnern, z. B. denen der Kartoffel schneller in Richtung des queren als des Längsdurchmessers —, oder es bilden sich, indem zunächst nur eng umschriebene Stellen der Aussenfläche gelöst werden, und von diesen aus die Lösung gegen das Centrum vorschreitet, tief in das Korn eindringende Kanäle, endlich Spalten, welche das Korn in mehrere Bruchstücke zerfallen machen. Amylumkörner, welche von parasitischen Pilzen oder Monaden befallen sind, werden ebenfalls von Aussen nach Innen, zunächst ohne Veränderung des nicht unmittelbar in Auflösung begriffenen Theils verflüssigt[2]).

Es giebt ausser den Chlorophyll- und Amylumkörnern noch einige eigenartig geformte und organisirte Inhaltskörper von Pflanzenzellen vereinzelten Vorkommens, von denen man wenig mehr weiss, als ihre Existenz: z. B. kugelige, mit kurzen Stacheln besetzte, morgensternförmige Körper aus körniger mit Iod sich bräunender Substanz (Wimperkörperchen) in älteren vegetativen Zellen von Nitellen und Charen[3]), doppeltbrechende kugelige Körper in den Zellen der Schale mancher Aepfel[4]).

§ 42a. Krystallinische Bildungen.

In einzelnen Zellen des Parenchyms fast aller Gefässpflanzen bilden sich Krystalle, die der Hauptmasse nach aus Salzen mit unverbrennlicher Basis bestehen; bald einzeln, bald zu Drusen vereinigt. Oxalsaurer Kalk ist das weitaus am häufigsten in Krystallen innerhalb der lebenden Pflanze vorkommende Salz. Krystalle aus schwefelsaurem Kalk finden sich bei Scitamineen und Musaceen, solche aus kohlensaurem Kalke (abgesehen von den bei der Bildung von Cystolithen betheiligten, S. 180) bei Cycadeen, Cacteen und in den Blättern von Costusarten[5]).

In Zellen eingeschlossene Krystalle kommen bei niederen Kryptogamen und Muscineen nur äusserst selten vor. Die im Thallus mancher Flechten oft überaus häufigen Krystalle liegen ausserhalb der Zellen, in den Zwischenräumen des Filzgewebes. Der kohlensaure Kalk, welcher in den Plasmodien der Physareen, bei manchen (Spumaria z. B.) in ungeheurer Masse vorkommt, ist mit seltenen Ausnahmen amorph, in Form kleiner Kugeln[6]), welche nicht doppeltbrechend wirken. Doch habe ich in Plasmodien von Didymium Serpula und in denen eines unbestimmbaren Physarum ziemlich grosse Kalkspathkrystalle bemerkt. — Dass die in Tanzbewegung begriffenen Körperchen in den Vacuolen von Closterien eckige Massen, wahrscheinlich Krystalle, einer unverbrennlichen Substanz sind, wurde durch de Bary gezeigt[7]).

1) Nägeli a. a. O. p. 109 ff.; Gris in Ann. sc. nat. 4. Sér. 13, p. 146.
2) Nägeli a. a. O. p. 128, 130; Cienkowski in Bullet. phys. math. St. Petersb. 1858, 24. Apr.
3) Göppert und Cohn in Bot. Zeit. 1849, p. 687.
4) Nägeli in Sitzungsb. Münch. Ak. 1862, 8. März; p. 206 des Separatabdr.
5) Schleiden, Grundzüge. 2. Aufl., 1, p. 166.
6) de Bary, Mycetozoen, 2. Aufl., p. 42.
7) de Bary, die Conjugaten, p. 43.

Digitized by Google

Menge, Zahl und Grösse der Krystalle sind sehr verschieden. In manchen Pflanzentheilen ist ihre Quantität sehr beträchtlich: so in der Rinde vieler Laubbäume, in den Wurzeln der Arten von Rheum (hier ist die Menge der Krystalldrusen aus oxalsaurem Kalke in den besseren Sorten besonders beträchtlich), in den Cacteen. Ein alter Stamm von Cereus senilis enthielt 0,855 seiner Trockensubstanz oxalsauren Kalk[1]), Pflanzen, deren im Parenchym eingeschlossener Saft besonders stark sauer reagirt, enthalten im Allgemeinen grosse Mengen von Krystallen von Erdsalzen.

Das Vorkommen einzelner Krystalle in Pflanzenzellen ist minder häufig, als das von Krystallbündeln und von Drusen um einen Mittelpunkt strahlig geordneter Krystalle (Sphärokrystalle). Sind Einzelnkrystalle im Vergleich zur Zellhöhle klein, so sind sie dem protoplasmatischen Wandbeleg ein- oder angelagert (z. B. bei Tradescantia undulata im Mark, bei Papyrus antiquorum in der Stängelrinde). — Sehr häufig ist das Vorkommen von nadelförmigen Krystallen, sogenannten Raphiden, Combinationen von langgezogenen Prismen und Octaëdern, welche in paralleler Lage der Achsen dichtgedrängt in einer Zelle liegen, dieselbe beinahe ausfüllend[2]). Die Raphiden haltenden Zellen sind besonders zahlreich bei allen Monokotyledonen, die nicht zu den Verwandtschaftskreisen der Glumaceen und Najadeen gehören, finden sich aber auch anderwärts, z. B. im Mark der Stängel von Phytolaeca. Die innere Schicht der Membran aller Raphiden enthaltenden Zellen ist aufgequollen. In manchen Fällen, namentlich bei vielen Aroïdeen, steigt die Quellungsfähigkeit dieser Schicht so hoch, dass die nadelförmigen Krystalle, wenn die Zellen in Wasser liegen, mit den Spitzen gegen die Zellwand gedrängt werden, diese dann durchbohren und mit Gewalt aus der Zelle hervorschiessen (so z. B. bei Dieffenbachia Seguina[3]).

Die Krystalle und Krystalldrusen aus oxalsaurem Kalke, welche im Parenchym der Cacteen, in Holz und Rinde der Arten von Malpighia, in der Rinde unserer Laubhölzer vorkommen, enthalten Beimengungen organischer Substanz. Bei langsamer Verkohlung dünner Schnitte aus den Pflanzentheilen, in welchen sie enthalten sind, ändert sich ihre weisse Farbe in eine lichtbraune. Wird die Einäscherung weiter fortgesetzt, so brennen sie zeitiger zu völlig weisser Asche, als die unverbrennlichen Bestandtheile der benachbarten Zellmembranen. Der Gehalt an organischer Substanz ist offenbar nur gering.

Die Krystalle aus oxalsaurem Kalk sind von einer membranähnlichen Schicht körniger, mit Iod sich bräunender Substanz umschlossen: einer dünnen Lage dichteren, beinahe festen Protoplasmas, die dann völlig deutlich hervortritt, wenn die Substanz der Krystalle durch verdünnte Salpetersäure gelöst wird[4]). — Werden eingeäscherte Gewebe von Aroïdeen mittelst eines Stromes verdünnter Salzsäure ausgewaschen, und dadurch der bei der Verbrennung in kohlensauren Kalk übergeführte oxalsaure Kalk entfernt, so bleibt ein aus Kieselsäure bestehendes Aschenskelet der Hüllhaut jeder einzelnen Raphide zurück[5]).

---

1) Schleiden, Grundz., 2. Aufl. 1, p. 165.

2) Der Name »Raphiden« ist ihnen beigelegt worden, eines unbegründeten Zweifels an ihrer Krystallnatur halber: De Candolle, Organogr. 1, p. 129.

3) Turpin hielt die Löcher, welche die Wand dieser Zellen bekommt, für vorgebildet und nannte die Zellen deshalb Biforinen (Ann. sc. nat. 2. S. 6, p. 14).

4) Payen a. a. O. T. 9, p. 94. 5) ebendas., p. 99.

Digitized by Google

Aleuron. Manche ölhaltige und einige amylumhaltige Samen enthalten in Zellen der Embryonen, oder des Endosperms — sehr selten in Zellen der Integumente — geringe Mengen eckiger, in Aether, Alkohol, fetten und ätherischen Oelen unlöslicher, in Wasser quellender, in Essigsäure löslicher solider Körper: das Aleuron oder Klebermehl[1]). Wo diese Körper gut ausgebildet sind, zeigen sie deutliche Krystallform: so z. B. im Endosperm von Sparganium, im Embryo der Bertholletia excelsa (Paranuss). Gut ausgebildete Krystalle sind nicht häufig. Auch die grössten sind ziemlich winzig; die Messungen ihrer Winkel sind nicht leicht und nicht völlig verlässlich. Es ist noch nicht mit Sicherheit festgestellt, welchem System die Krystalle angehören; wahrscheinlich ist es das klinorhombische[2]). — Krystalle von ähnlicher chemischer Zusammensetzung, deren Formen aber würfelig zu sein scheinen, finden sich in den amylumlosen Zellen dicht unter der Korkhülle der Kartoffelknollen[3]).

Die Menge des Aleurons tritt sehr weit zurück hinter die der gleichzeitig anwesenden Fetttropfen. Maschke bestimmte die Quantität des Aleurons auf etwas über 11% des Gewichts der Trockensubstanz der Embryonen von Bertholletia[4]). Es mögen in dieser Beziehung individuelle Unterschiede vorkommen: in den von mir untersuchten Paranüssen überstieg das Gewicht des nach Maschke's Methode mit Provenceröl und Aether ausgewaschenen Aleuron nicht 2% des Gewichts der Embryonen.

Die mikrochemischen und makrochemischen Reactionen der Aleuronkrystalle sind in der Hauptsache die eines eyweissartigen Körpers[5]). Insbesondere gerinnt die Substanz bei Einwirkung von Alkohol, auch bei lange dauernder von Aether, und wird dann in Wasser unlöslich. Auch die Austrocknung der Aleuronkrystalle mindert ihre Löslichkeit[6]). Uebrigens sind die mikrochemischen Reactionen der Krystalle aus frischen oder alten Samen, sowie die auf verschiedenen Wegen isolirter Krystalle nicht unerheblich verschieden. Eine makrochemische Bestimmung der Zusammensetzung liegt nicht vor. Nur soviel ist festgestellt, dass die Krystalle zum grösseren Theile aus verbrennlicher Substanz bestehen (Maschke ist zu der Ansicht gelangt, die organische Substanz sei die Verbindung einer bedeutenden Menge Caseïn und einer sehr geringen Quantität Albumin[7]) mit einer Säure). Lufttrocknes Aleuron aus Bertholletia excelsa, bei 90° C. mehrere Stunden lang getrocknet, gab nach dem Verbrennen aus 3,584 Gr. Substanz 0,497 = 13,9% einer Asche, welche Chlor, Pyrophosphorsäure, Kali, Magnesia und Kalk enthielt, Phosphate der Erdalkalien in grösserer Menge[8]).

Die Wirkung der Aleuronkrystalle auf das polarisirte Licht ist nur eine äusserst schwache. Bei horizontaler Lage der Krystallachse ändern sie das Roth I. O. nur in rothorange I. O. oder violett II. O. — Steht die Krystallachse vertical, so sind sie wirkungslos[9]).

1) Hartig in Bot. Zeit. 1855, p. 881, 1856, p. 263; Entw. d. Pflanzenkeims, Lpz. 1858, p. 108.

2) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1862, 11. Juni, p. 220 des Separatabdr.

3) Cohn in schles. Jahresb. 1859, p. 44. 4) Maschke in Bot. Zeit. 1859, p. 410.

5) Hartig a. a. O.; Radlkofer, Krystalle proteïnartiger Körper, Lpz. 1859, p. 9, 59, 62, 65; Maschke a. a. O. p. 437; Cohn a. a. O. p. 45.

6) Nägeli a. a. O. p. 226. — Leicht löslich sind aus diesem Grunde nur die Krystalle aus frischen, noch nicht völlig gereiften Samen.

7) a. a. O. p. 438. 8) Maschke a. a. O. p. 446.

9) Radlkofer, Krystalle proteïnartiger Körper, p. 6, 58, 65; Nägeli a. a. O. p. 224.

Digitized by Google

Die Aleuronkrystalle quellen bei reichlicher Wasserzufuhr auf, Wasser aufnehmend; und sie schrumpfen beim Eintrocknen. Zusatz von Aetzkali zu mit Wasser gequollenen Krystallen steigert die Quellung. Bei dem Quellen ändern sich die Winkel, unter denen die Kanten der Krystalle sich schneiden: meist so, dass die spitzen Winkel der rhombischen Flächen beim Quellen um 3—4° kleiner, seltener so dass sie um ein ähnliches Maass grösser werden[1]). Die Quellung erfolgt nicht selten ungleichmässig, in einzelnen Parthieen der Krystalle zeitiger und stärker als in anderen, so dass vacuolenähnliche Räume und Risse im Innern derselben bisweilen sich bilden[2]). — Die Aleuronkrystalle nähern beim Aufquellen ihre Gestalt der Kugelform.

Uebereinstimmend mit den in lebenden Pflanzentheilen vorkommenden Krystallen aus oxalsaurem Kalk u. s. w. haben auch die Aleuronkrystalle eine Hülle aus differenter Substanz, welche übrig bleibt, wenn das Aleuron ganz oder theilweise durch angesäuertes Wasser, Essigsäure, ein Gemenge aus Essigsäure und Glycerin u. s. w. gelöset wird. Die Substanz dieser Hülle wird von vielen, die Substanz der Krystalle rasch lösenden Mitteln nur langsam und schwierig angegriffen[3]), aber doch endlich vollständig gelöst[4]).

Das Wenige, was über die Entwickelung der Aleuronkrystalle bekannt ist, lauft darauf hinaus, dass die Krystalle in sphäroidalen Massen (fälschlich so genannten Bläschen) dichterer Substanz auftreten, innerhalb dieser Massen an Volumen zunehmen, und zwar häufig bis zu dem Grade, dass sie die peripherische Masse der Substanz zu einer dünnen membranähnlichen Schicht ausdehnen und die Form der Klumpen bedingen. Dies ist völlig zuverlässig ermittelt an den Aleuronkrystallen, welche in den Kernen der Epidermiszellen der reifenden Samen von Lathraea squamaria in Anzahl sich bilden. Es zeigen sich auf jugendlicheren Zuständen in den Kernen bald dicht aneinander gedrängte, bald vereinzelt liegende, theils unregelmässig rundliche, theils eckige Körper, an deren Stelle in weiter ausgebildeten Samen Krystalle (von grösseren Dimensionen als jene Körper) in Anzahl, dicht gedrängt, den Zellkern ausfüllend, nur von einer dünnen Schicht der Substanz desselben überzogen, und durch ihre Anordnung die Gestalt des Kerns bestimmend, angetroffen werden[5]). Auch im Endosperm von Sparganium ramosum[6]) und von Ricinus communis[7]) finden sich häufig Aleuronkrystalle im Innern sphärischer Klumpen aus protoplasmatischer Substanz, auf jüngeren Zuständen häufiger als in reifen Samen.

So unvollständig auch noch zur Zeit unsere Kenntniss der Gestalt, Structur und Entstehung der Aleuronkrystalle ist, so scheint doch daraus hervorzugehen, dass bei Bildung derselben aus einem Protoplasma, welches an eyweissartigen Stoffen besonders reich ist, sphäroidale Massen, vorzugsweise aus eyweiss-

1) Nägeli a. a. O. p. 222. Nägeli spricht um dieser bedeutenden Aenderung der Winkel beim Quellen willen den Aleuronkrystallen die Natur ächter Krystalle ab. Der Vorgang ist aber denn doch von der Aenderung der Winkel unzweifelhafter Krystalle bei Erwärmung oder Abkühlung nur qualitativ verschieden. 2) ebendas. p. 229.

3) Maschke vergleicht sie aus diesem Grunde mit der Korksubstanz a. a. O. p. 411.

4) Nägeli a. a. O. p. 232.

5) Radlkofer, Krystalle proteïnhaltiger Körper, Lzg. 1859, p. 2.

6) Trecul in Ann. sc. nat. 4. S. 10, p. 58.

7) Hartig, Entw. d. Pflanzenkeims, p. 115; Maschke a. a. O. p. 430 ff.

Digitized by Google

artigen Verbindungen gebildet, sich ausscheiden. Sind diese Massen geringen Umfanges und wasserarm, so stellen sie die soliden kleinen rundlichen Körnchen dar, aus welchen in den peripherischen Zellen des Endosperms von Cerealien der Kleber, und in vielen anderen Fällen ähnliche stickstoffhaltige Substanz gebildet ist (Klebermehl, Aleuronkörnchen). Es liegen keine Thatsachen vor, welche berechtigten, eine (etwa bläschenartige) Organisation dieser Körnchen anzunehmen. Sind die Massen aber grösser und wasserreicher, so kann unter günstigen Umständen die Substanz derselben zum Theil oder vollständig krystallinisches Gefüge annehmen[1]). Ob die membranähnliche Hülle der Aleuronkrystalle als ein Rest des Protoplasmaballens zu betrachten sei, in welchem die Krystallisation vor sich ging, oder ob als eine Verdichtung des den Krystall umgebenden Protoplasma, steht dahin: wahrscheinlich kommt Beides vor, und aus dem gleichzeitigen Vorkommen beider Verhältnisse würde sich die besondere Hülle jedes einzelnen Krystalls und die gemeinsame Hülle (peripherische Schicht der Substanz des Zellenkerns) der ganzen Krystallgruppe in den Epidermiszellen der Samen von Lathraea squamaria erklären.

§ 42[b]. Amorphe feste Inhaltskörper.

Es kommen in lebenden Pflanzenzellen endlich noch feste Einschlüsse des Zelleninhalts vor, welche weder bestimmte Formen noch Organisation besitzen. Sie sind von rundlicher oder länglicher Gestalt, etwa wie die Partikel eines amorphen Niederschlags einer unorganischen Verbindung. Sie sind (zum Theil) der Quellung bei Wasseraufnahme und der Schrumpfung bei Wasserverlust fähig (etwa wie arabisches Gummi). Aber keine Beobachtung unterstützt die Unterstellung, dass sie die Fähigkeit des Wachsthums durch Intussusception, der Vermehrung durch Theilung, oder auch nur eine krystallinische Structur besässen. Dahin gehören vor Allem die eben erwähnten Kleberkörnchen; ferner sehr wahrscheinlich noch manche der (in Bezug auf ihre chemische Zusammensetzung zur Zeit noch völlig unbekannten) scharf umgränzten Substanzmassen eigenartiger Lichtbrechung, welche (neben Oeltropfen) körniges Protoplasma trüben.

Harze kommen in lebenden Zellen als durch gerundete Flächen begränzte Massen vor: so in den chlorophyllhaltigen Zellen der Blätter und Stängel der meisten Jungermannieen. Wird das Harz durch Alkohol gelöst, so bleibt eine dünne Hülle aus protoplasmatischer Substanz — ohne Zweifel Niederschlag aus dem Protoplasma der Zelle — übrig. Ebenso, wenn in verwesenden Blättern ein Theil des Harzes verschwindet[2]).

Ob in lebenden Zellen noch andere Concretionen sich bilden, als die S. 393 erwähnten Drusen von Krystallen, ist ungewiss. — In Weingeist aufbewahrte Exemplare von Acetabularia mediterranea zeigten geschichtete, kugelige, nicht imbibitionsfähige sondern nur poröse, doppeltbrechende Körper aus einer der

1) Sphäroïdale Massen eyweissreichen Protoplasmas, welche kleine und unvollständig ausgebildete Krystalle umschliessen, sind die Krystalloide enthaltenden Aleuronkörner Hartig's; — fremdartige Einschlüsse geringen Umfangs, welche nicht selten in Aleuronkrystallen sich finden, nennt derselbe Vrf. Weisskerne (Entw. d. Pflanzenk., p. 116).

2) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, p. 1, p. 287; v. Holle, Zellenbläschen der Lebermoose, Heidelb. 1857, p. 4.

Digitized by Google

Verkohlung fähigen Substanz[1]); — in sofort nach dem Einsammeln getrockneten Exemplaren finde ich sie nicht; sie sind muthmaasslich ebensogut Artefacte, wie die Krystalldrusen aus Inulin, welche in Wurzelstücken von Helianthus tuberosus sich bilden, die lange in Weingeist aufbewahrt wurden. — Die Zellhöhlen des Rindenparenchyms einer Chrysobalanee Westindiens (el cauto) werden durch geschichtete, wie Edelopale schillernde und doppeltbrechende Ablagerungen amorpher Kieselsäure ausgefüllt, die einen Abguss der feinsten Tüpfelkanäle liefern[2]): — die Infiltration des Gewebes erfolgt, wie es scheint, erst nach dessen Tode. — Vor der Entstehung der lamellösen Concretionen aus kohlensaurem Kalk, welche sich in Frucht und Stamm von Cocos nucifera[3]), oder deren aus amorpher Kieselsäure (des sogen. Tabaschir), welche sich in den Stängelhöhlen von Bambusa finden, weiss man nichts.

Inulin, Zucker, Gerbsäure, Oele, Kautschuk, Viscin, Guttapercha kommen in lebenden Zellen nur in flüssiger Form (die drei ersteren als wässerige Lösungen) vor.

Der Tropfen von Viscin, wie sie z. B. in den langen Zellen des Rostellum von Neottia ovata, im Fruchtfleisch von Viscum album sich finden, die Kautschuktropfen im Milchsaft der Siphonia elastica, Ficus elastica haben zwar täuschend das Aussehen von Bläschen. Das Verhalten derselben beim Eintrocknen der wässerigen Flussigkeit, in welcher sie suspendirt sind, zeigt aber deutlich ihre Natur als homogene Tropfen: sie fliessen dann zu glasartigen, nie zelligen Massen zusammen.

In Zellen der grünen Rinde von Salisburia adiantifolia, Ampelopsis hederacea u. a. fand Hartig, bei Untersuchung dünner Schnitte unter Oel, kleine sphärische Massen, welche auf Eisensalze als Tannin reagirten[4]). Es leuchtet nicht ein, warum diese Massen etwas Anderes sein sollen, als Tropfen einer Lösung, die mit dem Saft der lebenden Zelle sich nicht mischt, oder von einer gerbstoffhaltigen Lösung imprägnirte körnige Bildungen.

1) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1862, 8. März; p. 206 des Separatabdr.
2) Crüger in Bot. Zeit. 1857, p. 281. 3) Vauquelin in Jahrb. d. Pharmacie, 1826.
4) Bot. Zeit. 1865, p. 55.

Digitized by Google

Verzeichniss der Pflanzennamen.

Abies 71. 158.
Abietineen 72. 132. Pollenmutterzellen 109.
Acacia, Gummi 234. Pollen 108. 158.
—— lophanta 171.
Acanthaceen, Samen 204. 208.
Acantohippium 371.
Acer pseudoplatanus 172.
Acetabularia 246. 351.
—— mediterranea 396.
Achlya 29. 39.
—— prolifera 151.
Achnanthes longipes 97.
Acroclinium 321.
Acropera 284.
Arcyria 77.
Aeschynomene 240.
Aesculus 170. 172.
Aethalium 29.
—— septicum 2. 17 ff. 22 ff. 30. 47. 76 ff.
Agave americana 209. 220. 269. 374.
Akebia quinata 326.
Algen 92. 182. 341. Schwärmsporen 28. 34. Schwärmzellen 87.
Alicularia scalaris 72. 134.
Allium 83. 268. 271. 302. 379.
—— Cepa 288. 312. 365. 374.
—— fistulosum 874.
—— rotundum 323 ff.
—— victoriale 110.
Alnus 171.
Aloë margaritifera 341. 344.
Alpinia 381.
Alsine 327.
Alsophila speciosa 173.
Althaea 110.
—— rosea 158. 161. 186. 194. 200.
Amaniten 234.
Amaranthaceen 195.
Amaryllideen 107. 174.
Ampelopsis 293. 313. 321. 367.
—— hederacea 309. 397.
Amsonia salicifolia 367.
Amygdaleen 248.
Amygdalus communis 240.
—— nana 170.
Anadyomene 246.
Anemone 116.
—— nemorosa 80.
—— Pulsatilla 225.
Androsace 254.
Aneura 183. 295.
—— pinguis 168.
Anthericum 76.
Anthoceros 83. 185. 364. 367. 370. 373.
—— laevis 36. 80 ff. 85. 110 ff. 158. 161. 187. 218.
—— punctatus 158. 187. Sporenmutterzellen.
Aphanomyces 87.
—— stellatus 89. 151.
Apiocystis minor 12.
Apium 184.
—— graveolens 162.
Apocyneen, Bastz. 198.
Aralia papyrifera, Mark 238.
Archidium phascoïdes 98.
Aristolochieen 118. Epb.
Aroïdeen 115. 395.
Arum. Italicum 118.
—— maculat. 115. 118. 121.
—— orientale 118.
Asarineen 118. Epb.
Ascidium 89.
Asclepias 341.
—— curassavica 347.
Ascomyceten 74. 145.
—— Sporen 121.
Asphodelus 76. 379.
—— luteus 116. 374.
Aspidium filix mas 135.
—— spinulosum 135.
Asplenium filix femina 134 ff.
Astragalus cicer 344.
—— creticus 215. 345.
Astrapaea 179. 200. 341.
Astrocaryum 244.
Atriplicineen 327.
Attalea funifera 248.
Avena 251.
—— sativa 244.
Balanophoreen, Endospermbildung 118.
Bambusa 397.
Bangia 341.
Banisteria 165.
Barbula 195. Perst. 183.
—— subulata 248.
Bartonia aurea 81.
Bartonieen, Endosperm 118.
Berberideen 118. 262.
Berberis 305. 308. 316.
Bertholletia excelsa 178. 394.
Beta 184.
Betula 171. 176. 185. 209. 225. 231.
Bignonia capreolata 292. 308
—— littoralis 309.
Billbergia 167.
Biotia orientalis Pz. 156.
Blasia pusilla, Nucleus 79.
Boehmeria 180.
Borago officinalis 113.
Borrera ciliaris, Sp. 170.
Botrydium argillaceum 89. 145. 344.
Botriocystis Morum 30.
Botrytis 186.
Brassica 292.
Bromelia Ananas 167.
Broussonetia 180.
Bryaceen, Peristom 183.
Bryonia dicoica 313.
Bryopsis plumosa, Chlorophyll 369 ff. 387. 81. 342. 365. 372.
—— Balbiniana 342.
Bulbochaete 88. 93. 105. 232.
—— crassa 108.
—— setigera 108.
Bupleurum 172.
Buxus 244.
Cacteen 266. 312. 392.
Chaetomorpha 343.
Cajophora lateritia 378.
Caladium 337.
Calla 118.
—— ethiopica 10. 81. 342. 865. 372.

Digitized by Google

Calla palustris 364.
Callithamnion 182.
Calocasia 337.
Calypogeya trichomanes 134.
Camelina 292.
—— sativa 208.
Camellia japonica 165.
Camellien 374.
Campanulaceen 46. 118.
Campanula 16. 35. 165. 233.
—— cervicaria 245.
Compylodisci 345.
Canna 382. 385.
Cannabis, Bstzellen 203.
Cannaceen, Gegenfüsslerzellen 115.
Capsicum annuum 377.
Carica Papaia 212.
Carpinus 225.
Caryota urens 176. 212.
Caryophylleen, Ggfz. 115.
Cassytha filiformis 170. 212. 380.
Catharinea undulata, Vp. 134.
Catleya 292.
Caulerpa 181. 193. 342.
—— clavifera 342.
—— juniperina 342.
—— prolifera 342. 373. 365.
Centaurea collina 310.
—— phrygia 310. 318.
—— spinulosa 310.
Centaureen 318.
Cephalanthera 161. 187.
Ceratonia 266.
Ceratophyllum, Endospermzellen 40.
—— demersum 42. 48. 50. 178.
Ceratozamia, Endosperm 119.
Cereus 251. 266. 344. 381.
—— grandifl. Bastz. 195.
—— peruvian. 245. 252. 347.
—— senilis 393.
—— speciosus 170. 312.
—— speciosissimus 333.
—— variabilis 374.
Cerinthe 245.
Cetraria 254.
Chaetomorpha 89. 200. 232. 342.
Chaetophora 28. 31. 88. 91.
Chamaedoris 201.
Chara 6. 49. 52. 53. 58. 60.
—— hispida, Vp. 130.
Characeen 6. 13. 28 ff. 40. 50. 73. 128 ff. 169. 201. 284. 341 ff. 367. 371.
Cheiranthus Cheiri 250.
Chenopodeen 195. 266.
Chinarinden 177.
Chlamidococcus, Schwärmspore 29.
—— pluvialis 14. 30. 47. 75. 91.
Chlorophytum 292. 299. 312.
Chroococcaceen 375.
Chroolepus 232.
Chrysanthemum 337.
Chrysosplenium oppositifol. 292.
Chytridium 77.
Cichoriaceen 186. 292. 310.
Cinchona Calysaya 171. 189. 195. 203. 227.
Cinchonen 165. 195.
Cirsium 288.
—— tuberosum 270.
Cissus discolor 306.
Cistus 263. 312.
Citrus 114.
Cladophora 13. 15. 38. 70. 73. 76. 89. 108. 129. 151. 153. 160. 205. 268. 341.
—— fracta 111. 151. 190. 193. 210. 349. 360.
—— glomerata 31. 232.
—— hospita 196. 201.
Cladophoreen 92. 110. 123. 127. 368. 371.
Clematis 172.
—— glauca 302.
—— viticella 308.
Climacium dendroïdes, Vegetationspunkt 134. 137.
Closterien 392.
Closterium 8. 13. 363. 237. 260.
Cobaea scandens 306. 325 ff.
Cocconeis pediculus 97.
Cocos nucifera 397.
Codium tomentosum 344.
Coelastrum sphaericum 89.
Coffea 244.
Coleochaete 94.
Collema 217.
Collemaceen 375.
Coix lacryma 243. 272.
Colchicaceen, Ggfz. 115.
Colchicum 378. 387.
Collomia 182. 214. 223. 254.
—— coccinea 225.
Commelynceen, Staubfadenhaare 36.
Compositen 222.
Confervaceen 201.
Coniferen, 196. 231. 251. 261. Corpusculum 83. Eiweisskörper 74. Embryo, Chlorophyllk. 366. Embryoträger 46. Harzgänge 259. Holzz. 202. Pollenmutterzellen 71.
Conjugaten 35. 74 ff. 126. 235. 363. 387.
Convolvulaceen 334.
Conomitrium 366.
Coprinus, Hyphen 289.
Corallineen 246.
Cordyline 292.
Cornus alba 172.
—— mascula 170.
Corydalis 321.
Corylus 176. 321.
Cosmarien 363.
Cosmarium 186 ff. 235. 363.
Costus 392.
Crassula arborea 373.
Crassulaceen 373.
Crataegus oxyacantha 172.
Craterospermum 83.
—— laetevirens 101.
Crocus 2. 81. 106. 114. 115. 151 252. 341. 378.
Cruciferen, Samen 204. 207. 222. 292.
—— Keimpflanzen 285.
Cucubalus baccifer. 81.
Cucumis 42.
Cucurbita 35. 42. 143. 200. 266. 363.
—— Pepo 38. 47 ff. 56 ff. 168 ff. 182. 212. 247. 337. 341. 380.
Cucurbitaceen 60. 110. 179. 194.
Cupressineen, Endospermbildung 120. 132. 163.
Curvembryosae 387.
Cuscuta 233. 380.
Cyanotis zebrina 218.
Cyathea dealbata, Gefässe 203.
Cycadeen, Vegetationspunkt 132. 392.
Cycas revoluta 119. 169. 171. 184. 234. 244. 254.
Cyclamen 254.
Cydonia 190. 254.
Cynarocephalen 319.
Cystopus candidus 12. 90.
—— cubicus 12.
—— Portulacae 94.
Cytineen, Epb. 118.
Cytysus 172. 263.
—— Laburnum 247.

Daphne Mezereum 114. 148. 172.
—— Laureola 114.
Dasycladus 220. 260. 339. 342.
—— clavaeformis 192.
Delphinium elat. 379.
Dendrobium 212. 284.
Desmidiaceen 75. 97. 126. 186. 363. 368. 370.
Desmidium 235.
Desmodium gyrans 331 ff.
Deutzia 244.
Dianthus caesius 240.
Diatomeen 35. 75. 341.
Diatrype verrucaeformis 121.
Dicranaceen 183.
Dicranum scoparium 98.
—— spurium 183.
Dictamnus 259.

Digitized by Google

Didymium 18. 26.
—— leucopus 17.
—— Serpula 18. 62. 392.
Didymium Serpula 17. 19. 20. 23. 24. 26. 27.
Didymocladon 204. 217.
Didymoprium 217.
Dieffenbachia 381. 393.
—— Seguina 333.
Digitalis purpurea 169.
Dioscorea japonica 326.
Diphyscium foliosum 218.
Dipteracanthus 208.
Docidium 13.
Dracaena marginata 252.
Dracocephalum 205.
Draparnaldia 15. 28. 34. 74. 91. 363. 365.
Droseraceen, Endospermbildung 8. 11.

Ebenaceen 248.
Ecbalium agreste 35. 38. 45. 54 ff. 57. 112. 367.
Eccremocarpus 325. 377.
Echinocystis 308. 324.
Echinops 301.
Echium 245.
Ectocarpus 94.
—— firmus 108.
Elaphomyces granulatus 122.
Elymus 268.
—— arenarius 184.
Encalypta 6.
Encephalartos caffer, Epb. 119.
Epacrideen, Epb. 118.
Ephedra altissima 119.
Epheu 289.
Epidendrum olongatum 234.
Epipactis, Pollenzellen 221.
Epithemia sorex 97.
Equisetaceen 6. 9. 30. 36. 79 ff. 84 ff. 121. 168. 182. 231. 220. 231. 264. 367. 345. Archegonium 121. Elateres 201. Spermatozoiden 33. Sporenmutterzellen 9. Vegetationspunkt 134.
Equisetum hyemale 243.
—— limosum 150. 154. 258.
—— palustre 149.
Eremosphaera 218.
Ericaceen, Epb. 108. 118.
Erigeron 288.
Erisyphe 292.
Euactis 220.
Euastrum 126. 186.
Eucomis regia 171. 185.
Euglena 29.
—— sanguinea, Schw. 46.
Euphorbien 381 ff.
—— excelsa 279.
—— Lathyris 279.
Evernia 254.
Evonymus europaeus 171. 377.

Fadenalgen, Protoplasma 73.
Fagus sylvatica 209. 244.
Farrenkräuter 6. 33. 184. 195. 212.
—— Vegetationsp. 130. 132.
Farren, Spermatozoiden 30.
—— Prothallien 36.
Fegatella 295.
Ficus 180. 244.
—— elastica 238.
Fissidens 295.
—— bryoides 112. 140. 304. 372.
—— taxifolius, Vgtp. 130.
Flachs, Bastzellen 228.
Flechten 74. 145. 182. 262. Gonidien 363. Sporen 121.
Florideen, Wanderung des Plasma 128.
—— 15. 182. 376. 380.
Fontinalis antipyretica 134. 248.
Fossombronia pusilla 72. 248.
Fragaria indica 309.
Fraxinus excelsior 173. 176. 234. 288.
Fritillaria imperialis 80. Endospermzellen 115.
Frullania 134. 214. 284. 295.
—— dilatata, Elateren 168.
Fucaceen 128. 182. 266.
Fucus, Oosphaerien 73.
—— vesicul. Octosp. 95. 221. Kbläschen 151.
Fucoideen 29.
Funaria hygrometrica 84. 83. 112.
Funkia 83.
—— coerulea 10. 39. 114. 116. 321.

Gagea lutea 10. 79. 116. 118.
—— Gefässcryptogamen 28.
Georginen 378.
Genista canariensis 172.
Geranium 161. 176. 200.
—— sanguineum 159.
Gladiolus 39. 254.
Globularieen, Endospermbildung 118.
Gloeocapsa 190. 193. 220. 341.
Gloeocystis 190. 193.
Gomphonema curvatum 97.
Gonium 30. 152.
—— pectorale 12. 13.
Gossypium 346.
Gräser, Vegetationspunkt 132. 264.
Griffithia 190. 228.
Grimaldia 295.
Gymnospermen, Epb. 118.

Hakea gibbosa 209. 244.
Halymeda 246.
Haplomitrium Hookeri 183.
Hanf, Bastzellen 228.
Hedera Helix 285. 289.
Hedysareen 331.
Helianthemum 312. 318.
Helianthus 337.
—— annuus 240. 321. 367. 378.
—— tuberosus 209. 397.
Helloborus foetidus 172. 188.
Hemerocallis 85. 109. 169. 381. 385.
—— flava, Pollenmutterzelle 8.
Hibbertia 309.
Hibiscus Trionum 45. 79 ff. 85. 112. 190.
Hilgenia bulbosa 108.
Hollunder 301.
Hookeria lucens 295.
Hoya carnosa 173. 184. 190. 192. 195. 259. 374.
Hyacinthus 169.
—— orientalis 203. 209.
Hyalotheca 217.
Hydrocharideen 40. 367.
Hydrocharis morsus ranae 42. 48. 50 ff. 70 ff.
Hydrodictyon 73. 89. 190. 344. 370.
—— utriculatum 108.
Hydrophylleen, Endospermbildung 118. 366.
Hydrurus 217.
Hymenaea 254. 256.
Hypnum, Peristom 183.
—— alopecurum, Vgp. 134.
—— cupressiforme, Vp. 134.
—— splendens 295.
Humulus Lupulus 180. 245. 309. 325. ff.

Ilex aquifolium 172.
Impatiens Balsamina 42. 168.
Inga, Pollen 158.
Ipomoea luberosa 165.
Iriartea 169. 195. 210 ff. 226. 248.
Irideen 166. 255. 262.
Iris 158. 187. 254.
—— florentina 106.
—— pumila 8. 106. 116. 214.
Isoetes, Spermatoz. 33.
—— lacustris 169. 384.

Jubuleen 183.
Juncus 264.
Jungermannien, Elateren 183. 212. 265. Sporenmutterzellen 8. 72. 254.
—— bicuspidata 214.
Juniperineen 163.
—— communis 46. 158.
—— virginiana 163. 209.

Kerria japonica 181.

Lilium 84. 109.
— candidum 364.
Linaria Cymbalarin 292.
Linum 254.
— usitatissimum 209. 218. 257.
Lithospermum 243.
Liparis foliosa 168.
Loasa tricolor 46.
Loaseen 165.
Lonicera brachypoda 326.
— Ledebourii 114.
— Xylosteum 114.
Lophocolea bidentata 375.
Loranthaceen 118. 269. 292. Endospermbildung.
Lourea vespertilionis 331.
Lupinus 106. Embryonen 76. 291.
— hirsutus 106. 151 ff.
— mutabilis 106. 152.
Lycogala epidendron 29 ff.
Lycopodiaceen, Arch. 121.
— Selago, Vgtp. 130.
— inundat., Vgtp. 130.
Labiaten 118. 222.
Lactuca sativa 374.
Larix 158.
Lathraea squamaria 2. Protoplasma 380. 396.
Lathyrus 250.
Laubmoose 265. Peristom 169. Sporen 254. Vegetationspunkt 132.
Lavatera olbia, Pollen 187.
— trimostris 200. 313.
Leguminosen 163. 248. 261. 294. 327.
— Endosperm 6. 123.
Lepidium sativum 298.
Lepidoceras 260.
Leptogium 207.
Leptomites lactea 84.
Leucobryaceen 183.
Leucojum vernum 87. 106. 381.
Liliaceen 107. 166. 191. 234. 262. 374.
— Endospermzellen 76.
Lycopersicum esculent. 377.
Lygeum 244.
Lygodium 325.

Madotheca platyphylla 134.
Magnolia grandiflora 173.
Magnolieen 345.
Mahonia 244.
Malpighia 344. 393.
Malvaceen 110. 158. 179. 194. 200. 327. 334
— Pollen 186. 200.
Manettia 325.
Manettia bicolor 309.
Maranta zebrina, Pollenzellen 191. 221.
Marattiaceen 234.
Marchantieen 183. 289. 295 ff. 297.
Marchantia polymorpha 42. 179. 284.
Marsilea Drumondii 215.
— quatrifolia 204.
— pubescens 385.
Marsileen 215.
Martynia 305.
Medicago media 379.
Megaelinium falcatum 331 ff.
Melaleuca 184.
Menispermum canadense, Steinzellen 165. 184.
Mesembryanthemum crystallinum 242. 238.
Mesocarpeen 101.
Metzgeria 183. Vegetationsp. 130.
— furcata 365. 371.
Micrasterias 126. 186. 235. 363.
Mimosa 303. 313. 316 ff.
— pudica 292. 328.
— sensitiva 305.
Mimulus 305.
Mirabilis Jalapa 76. 106. 152. 159. 186. 200. 292. 341.
— longiflora 159.
Mistel, Viscin 234.
Monotropa 81. 233. 148.
Morchella 121.
Morus alba 180. 337.
Mougeotia 83. 372.
Mucor Mucedo 39. 286.
Musa 380.
Musaceen 392.
Muscineen 29. 33. 128. 130. Centralzelle 83. Keimbläschen 81. 121.
Myrica 260.
Myxomyceten 2. 3. 125. 127. 12. 17. 29. 49. 69. 76. 80. 87. 92. 143.
Myzodendron 260.

Narcissus, Embryosack 84.
— poeticus 121.
Najadeen 393.
— Gegenfüsslerzellen 115.
Najas 84. 158.
— minor 42.
Naviculeen 99. 145. 345.
Neckera complanata 295.
Neottia, Tetraden 188. 221. 397.
— nidus avis 378.
Nessel, Brennhaare 61. 35.
Niphobolus rupestris, Vgtp. 130. 134.
Nitella 6. 33. 49. 280. 286. 303. 370.
Nitella flexilis 47 ff. 53. 372.
— mucronata 224.
— syncarpa 48. 372.
Nitellen 284. 342. 368.
Nitzschia 243.
Nonnea 151.
— violacea 113.
Nostochineen 375.
Nothoscordon 321 ff.
Nothothylas 364.
Nuphar 114.
Nyctagineen 262.
Nymphaeaceen 117 ff. 165.

Ocymum 205. 208. 254.
— Basilicum 190.
Oedogonium 8. 10. 13. 29. 30. 31. 70. 88. 92. 152. 232. 268. 341. 344. 363. 368.
— ciliatum 107.
— gemelliparum 31. 102. 154.
Oenothera 84. 151. 161. 176.
— Pollenkorn 47. 36.
— biennis 287 ff.
Olyreen, Gegenfüsslerzellen 115.
Oncidium divaricatum 168.
Oncophorus glaucus 230.
Ononis 246.
Ophrydeen, Retinacula 234.
— Caudicula 289.
Opuntia vulgaris 312.
Opuntien 374.
Orchideen 170. 184. 234. 371. Pollenkörner 108. 158.
Orchis 83 ff. 381.
— militaris 374. 379.
— Morio 116.
Orobanche 380.
Orthotrichum, Peristom 183.
— affine, Vegetationspunkt 134.
— speciosum 98.
Oscillaria princeps 320.
Oscillatorineen 320. 331. 375.
Osmunda regalis 294.
Oxalideen 291. 327.
Oxalis, Reiz 305. 318.
— acetosella 305.
— corniculata 330.
— lasiandra 305.
— tetraphylla 330.

Paeonia 76.
Palmella 161.
Palmellaceen 100.
Palmen, Bastzellen 195. 191. 234.
Pandorina Morum 30. 75. 152.
Papaver somniferum 337.
Papyrus 393.
Papilionaceen 291. 382.
Parietaria 245.

Passerina filiformis 172.
Passiflora 79. 158. 187. 200. 324.
—— alata 8. 110.
—— coerulea 8. 73. 84. 158.
—— —— Pollenmutterzelle 7.
—— graeca 307. 326.
—— rubra 313.
Paulownia 170. 176. 209. 231.
Pediastrum 89.
Pedicularis 170.
—— sylvatica 46. 181.
Pellia 6. 34. 183. 211. 295.
—— epiphylla 72. 98. 157. 167.
Pelargonium 302.
Peltigera 375.
Penium 363.
Peronospora 232.
—— alsinearum 94.
—— infestans 94.
Peronosporeen 258. 293.
Personaten 118. 165.
Pertusaria 182. 253.
—— leioplaca 121.
Petalonema 218.
—— alatum 154.
Peziza 121.
Phaeosporeen 92.
Pharbitis hispida 42. 200.
Phascum, Nucleus 79. 87. Sporenmutterzelle 75.
—— cuspidatum 97. 157. 160. 331. 374.
—— —— Sporenmutterzelle 6. 46. 72. 112.
Phajus 187 ff.
—— Tankervilliae 371.
—— Wallichii 100. 108 ff. 118 ff. 160. 258.
Phallus 234.
Phanerogamen, Keimbl. 84.
Phaseolus, Embryosack 154. 326. 330.
—— vulgaris 366.
Phlomis tuberosa 184. 199. 209. 212.
Phoenix 244.
—— dactylifera 174. 195. 234.
Phormidium 320.
Phormium 244.
Phragmites 244.
Physarum 17. 18. 48. 62. 392.
Physcia 253. 263.
—— ciliaris 121.
Physcomitrium pyriforme 84. 83. 107. 158.
Phytelephas macrocarpa 173. 226. 240. 339. 347.
Phytolacca decandra 10. 15.
Pilobolus crystallinus 35. 45. 289 ff.
Pilularia Macsp. 159. Spermat. 33. 215.
—— globulifera Macrosp. 200. 204. 217.
Pilze 28. 87. 182. 262. 341.
Pinnularia viridis 99.
Pinus 85. 247. 344. Endosperm 119. Pollenmutterzellen 9. Vegetationspunkt 134.
—— Abies 74. 136. 184. 201. 202. 272.
—— balsamea 136. 158. 184. 195. 272.
—— canadensis 119.
—— Laricio 80. 158. 188. 192.
—— Larix 8. 74.
—— Picea 165. 209.
—— Strobus 279.
—— sylvestris 46. 80 ff. 175. 196. 203. 250. 268.
Pistia Stratiotes 148. 327.
Pisum 325. 382.
—— sativum 170. 342.
Plantagineen 118. 222.
Plantago 184. 254.
—— Psyllium 182. 190. 223.
Platanus 176.
Pleurococcus 100. 161. 363.
—— viridis 101.
Pleurosigma angulat. 198.
Pleurothallis ruscifol. 170.
Polemoniaceen 204. 222. 262.
Polygonum 116.
Polyides lumbricalis 182.
Polypodiaceen 248. 366 ff. Archegon. 121. Proth. 294.
Polypodium Dryopteris 140.
—— vulgare, Vegetationspunkt 130.
Polytrichum formosum Vgtp. 139. 214. 272.
—— juniperinum, Vegetationspunkt 134.
Populus 174. 240.
—— alba 169.
—— dilatata 203.
Potamogeton crispus 48.
—— filiformis 42.
Pothos 118. 292.
—— longifolia 80. 117.
Pottia 6.
—— cavifolia 72.
Primulaceen 256.
Protomyces 122.
Prunus 118.
—— Avium 47. 345.
—— Padus 172.
Psilotum 79. 80 ff. 132.
—— triquetrum, Specmz. 158. 140. Sporenmutterz. 9.
Pteris 343 ff.
—— aquilina 170. 130. 203.
—— longifolia Specmz. 158.
—— serrulata 33. 34.
Pulmonaria 245.
—— officinalis 113.
Pyrethrum caucasicum 324 ff.
Pyrolaceen, Epb. 8. 11. 158.
Pyrola rotundifolia 81.
Pyrus Cydonia 182. 223.
—— Malus 240.
Pythium 47. 89. 94. 232.
—— entophytum 45.
—— reptans 45.

Quercus 118. 174. 209. 231. 244. 247.
—— Robur 170.
Quitten, Concretionen 184. 222

Radula 183. 284. 295.
—— complanata 72.
Ranunculaceen 76.
Ranunculus 283.
—— acris 80.
—— aquatilis 289.
—— sceleratus 42.
Raphanus 292.
Rebe 273 ff.
Reboulllia 295.
Rhabdonema arcuatum 97.
Rheum 392.
Rhinanthaceen 46.
Rhipsalis funalis 374.
Rhizidium 77.
Rhizocarpeen 33. 121. 204.
Rhizomorphen 262.
Rhizophora Mangle, Bastzelle 165.
Rhododendron 244.
Rhopalocnemis 380.
Rhus coriaria 376.
Ribes aureum 376.
Riccieen 297.
Riccia fluitans 16.
Richardia aethiopica 15.
Ricinus 145.
—— communis 176. 270. 344. 395.
Riellia Reuteri 187.
Rivularia 153.
Rivularieen 220.
Robinia 132. 292. 301. 367.
—— pseudacacia 134. 136. 203. 209.
Roccella 254.
Rosa villosa 346.
Rubus fruticosus, Fruchtfleischzellen 4. 286.
Rumex 188.
Ruellia 208.
Runkelrüben 239.

Sagittaria sagittaefolia 48.
Salisburia adiantif. 174. 397.
Salix 302.
Salvia 205.
—— Horminum 190. 198. 205. 214. 223. 225.

Digitized by Google

Salvinia 33. 140. 159. 366.368.
—— natans Maersp. 135. 200. 247.
Sambucus 266. 270.
—— nigra 252. 255.
Santalaceen 118. 165.
Saprolegnieen 35. 45. 87. 92. 108. 126. 144. 258. 341. 344. 380.
Saprolegnia 2. 29. 39. 76. 126. 182.
—— annulina 96.
—— asterospora 94.
—— dioica 89.
—— ferax 45 ff.
—— lactea 189.
—— monoica 96.
—— prolifera 193. 232.
Scabiosen 302.
Scheuchzeria palustris 16. 118.
Schimmelpilze 289.
Schistostega osmundacea, Vp. 140. 295.
Schizosiphon 220.
Schotia 195. 254.
Scirpus 245.
—— lacustris, Markz. 263 ff.
Seleria 243.
Scorconera hispanica 321.
Scrophularineen 165.
Scytonema 154.
Sedum reflexum 321. 323 ff.
Selagineen 118. Eph.
Selaginella 159. 186. 200.
—— hortorum 297. 207.
—— Martensii 161.
Selaginellen 132. 371.
Sempervivum Wulfenii 373.
Senecio, Fehte 205. 223.
—— vulgaris 190.
Sileneen 264. 327.
Silphium 246.
Sinapis alba 298.
Siphonia elastica 397.
Siphoneen 45. 126 ff. 144. 341. 365.
Siphocampylus 252.
Sirogonium 75.
Smilax 387.
Solanaceen 117. 143. 377.
Solanum dulcamara 377.
—— Lycopersicum 56.
—— nigrum 4. 368. 371.
—— tuberosum 35. 327. 364. 380.
Sophora japonica 225. 266.
Sorghum 116. 145.
Sparganium ramosum 395.
Sparmannia africana 311 ff.
Sphaeriaceen, Sporen 122.
Sphaeria scirpicola 222.
Sphaerococcus 254.
Sphaerophoron coralloïdes 121.
Sphaeroplea 363.
Sphagnum 134. 171. 183. 230. 248.
—— cymbifol. 137. 168. 371.
Spinacia 266.
Spirogyra 8. 10. 15. 47. 70. 74 ff. 83. 97. 111. 153. 204. 257. 268. 344. 351.363. 370.
Spirogyren 10.
Spirogyra Heerii 112.
—— nitida 11.
Spirulina 320.
Sporodinia 144.
Spumaria 392.
Staurastrum 126. 204. 217. 363.
Stellaria 291.
—— media 10. 327. 331.
Stemonitis 29.
—— fusca 17. 22.
—— oblonga 17.
Stephanosphaera 14. 30. 31. 32. 91.
—— pluvialis 47. 75.
Stigeoclonium 29. 74. 88. 108.
—— insigne 30.
Stratiotes aloides 41 ff.
Strelitzia 377.
Struthiopteris germanic. 134.
Stylidium adnatum 309.
Surirella splendens 100.
Symphoricarpos racemosa Fruchtfleischzellen 35.
Symphytum officinale 209.
Synchytrium taraxaci 94. 232.
Sytonemeen 220.
Syzygites 144.

Tachygonium 32. 363.
Tamarindus 254.
Tamus 309. 384.
Taxodium distichum 210. 257.
Taxineen 171.
Taxus 119.
—— baccata 46. 168. 174.212.
Tectona grandis 245.
Teesdalia 254. 343.
—— nudicaulis, Samengallerte 207. 223. 225.
Tetraspora 363.
—— lubrica 30 ff. 74.
Thea viridis 165.
Thuja orientalis 46. 72.
Tilia parvifolia 172.
Tillandsia amoena 378.
Torenia 305.
Tradescantia 80. 81. 252. Nucleus 79. Staubfadenhaare 8. Pollenmutterz. 9.
—— procumbens 36.
—— undulata 377 ff.
—— virginica 35. 47. 50 ff.
—— Vgtp. 130. 168. 207.
Trichia 77.
Trifolium pratense 330. 333.
Triticeen, Ggfz. 145.
Tropaeolum 84. 254. 292.
—— majus 106. 285. 378.
—— peregrinum 307.
—— tricolor 308.
Trüffeln, Sporenbildung 121.
Tuber aestivum, Spb. 122. 182.
Tuberaceen, Spb. 122.
Tulipa 381.
—— Gesneriana 115. 299.
Tulipeen, Ggfz. 115.

Ulmus 246.
Ulothrix 28.
—— Braunii 218.
—— rorida 108.
—— speciosa 30.
—— zonata 89. 363.
Ulva 254.
Umbilicus horiz. 322.
Uredineen 233. 293.
Urtica 39. 48. 58. 224. 245.
—— baccifera 48.
—— pilulifera 47.
—— urens 337.
Urticaceen 180. Cystol.
Usneen 262.
Ustilagineen 233. 293.
Ustilago Maydis 77.

Valeriana 381.
Vallisneria 50. 52. 53. 60.
—— spiralis, Epidermiszelle 4. 44. 47 ff. 371. 379.
Valonia 344.
—— utriculata 204. 342. 351.
Vanda coerulea 168.
Vaucheria 13. 28. 36. 45. 76. 88. 92. 126. 147. 151. 232. 303. 341.
—— sessilis 3.107. Schwärmsporen 28. 29. 34. 365.
—— clavata 148.
—— rostellata 93.
Vaucherien 128.
Veltheimia 145. 254.
—— viridiflora 118.
Verbasceen 143.
Verbenaceen, Eph. 118.
Veronica 181.
—— triphyllos, Embryoträger 46.
Viburnum Lantana 165. 174. 184. 203. 209. 212.
Vicia Faba 42. 281. 367. 379.
Vicieen 313.
Vinca 199.
—— minor 210.
Viola odorata 170.
—— tricolor 378.
Viscum album 114. 194. 200. 260. 263.292. 397.

Viscum album, Keimbläschen 106.
Vitis 176. 270. 362.
—— vinifera 172. 213. 225. 231. 264. 288. 321. 337.
Volvocinen 12. ff. 28. 75. 91. 94. 105.
Volvox 92. 152.
—— globator 14. 34. 75. 94.

Wallnuss 273.
Weinrebe 301.
Weissbuche 273.

Xanthidium 126. 186. ff.

Yucca 39. 244.

Zamia longifolia, Vgtp. 136.
—— pumila, Endosp. 119.
Zanichellia palustris 42.
Zea Mays 251. 283. 337. 381.
Zotera marina, Pollen 39. 115. 158.
Zygnema 75.
Zygnemaceen 15. 97. 110. 372 387.
Zygogonium 218.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Stanford University Libraries
3 6105 019 972 665

581.1
H713
1.Bd., 1.A

STANFORD UNIVERSITY LIBRARIES
STANFORD AUXILIARY LIBRARY
STANFORD, CALIFORNIA 94305-6004
(650) 723-9201
salcirc@sulmail.stanford.edu
All books are subject to recall.
DATE DUE

MAR 2 2 2000
JUN 3 2 2000
SEP 1 7 2000
JUL 03 2000

Digitized by Google